Beiträge zur Zytologie der Gattung Aesculus

und

deren systematische Auswertung

Inaugural-Dissertation
zur Erlangung der Doktorwürde,
genehmigt von der Philosophischen Fakultät
der Friedrich-Wilhelms-Universität zu Berlin

von

Klaus Dobronz

aus

Berlin-Steglitz

Tag der mündlichen Prüfung: 15. Februar 1935
Tag der Promotion: 10. Mai 1935

Jena 1935

Universitäts-Buchdruckerei G. Neuenhahn, G.m.b.H., Jena

36

Referenten: 1. Professor Dr. Schürhoff
2. Professor Dr. Diels

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

Meinen Eltern!

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41550815_0162

Einleitung.

Im folgenden soll eine zytologische Untersuchung der Hippocastanaceen, speziell der Gattung Aesculus, vorgenommen und im Anschluß daran die Stellung dieser Familie innerhalb der Sapindales zu klären versucht bzw. diese Reihe einer Revision unterzogen werden. Ein Vorhaben, das um so mehr auf Schwierigkeiten stoßen muß, da ja die Begründung dieser Reihe auf das eine nicht so wichtige Merkmal — nämlich, daß die Samenanlage entweder hängend dorsal oder aufsteigend ventral ist — wenig befriedigend ist. Die Mannigfaltigkeit der unter die Sapindales zusammengefaßten Familien und die daraus folgenden wiederholt von verschiedenen Systematikern gemachten Vorschläge zur Umstellung in dieser Reihe lassen es geeignet erscheinen, auch einmal vom Blickfeld der Haploidgeneration aus einen systematischen Versuch zu wagen, zumal diesem Gebiet als Hilfsmittel für eine systematische Anordnung bisher zu wenig Beachtung geschenkt worden ist. Daß die Zytologie, wenn auch nicht ausschlaggebend, so doch aber mit klärend wirken kann und soll, geht aus einer Bemerkung Englers hervor, die wir in seinen „Prinzipien der systematischen Anordnung" finden; es heißt dort wörtlich: „— — Es hat sich nämlich bei neueren Untersuchungen schon sehr oft herausgestellt, daß der rote Faden zur Verbindung der inniger miteinander verwandten Formen gefunden wird, wenn man namentlich diejenigen anatomischen Verhältnisse berücksichtigt, welche nicht zu den äußeren Lebensverhältnissen in näherer Beziehung stehen. — —" Und einige Seiten später: „— — Mancherlei Verbesserungen bisheriger Anschauungen dürften sich aus weiterer Berücksichtigung der Haploidgeneration — — ergeben. — —"

Ich will also die zytologischen Untersuchungsergebnisse der Hippocastanaceen mit denen der anderen Sapindalesfamilien vergleichen, soweit sie schon vorliegen, um hieraus ein allgemeines Charakteristikum für die Sapindales abzuleiten, und sehen, wie sich die so neugewonnene zytologische Reihe zu denen anderer sich hauptsächlichst auf morphologische und anatomische Merkmale stützender Systeme verhält. Zu diesem Zweck wird es vorteilhaft sein, zuerst einmal die bisher vorliegenden Resultate über die Haplonten von Aesculus zusammenzustellen. Ich will hierbei zuerst die männliche und dann die weibliche Generation besprechen. Über die männliche Generation liegen schon relativ genauere Angaben vor als über die weibliche, und dies aus einem weiter unten zu besprechenden Grunde.

Bisherige Beobachtungen.

Hoar (7) stellt als fast durchgehende Haploidzahl der Chromosomen die Zahl 20 auf. Nur bei A. rubicunda, einem Bastard, hervorgegangen aus einer Kreuzung zwischen A. hippocastanum und A. Pavia, findet er die Haploidzahl 40, womit dieser Hybride also tetraploid wäre. Im großen und ganzen geht die Pollenentwicklung nach seinen Beobachtungen normal vor sich, doch hat er auch bei einzelnen Arten Abweichungen gesehen. So beobachtete er in der Meiosis Unregelmäßigkeiten bei der Bewegung der Chromosomen. Ferner ist die Vierzahl in der Pollentetrade durchaus nicht immer konstant, sondern er findet des öfteren fünf oder gar sechs Tetradenzellen, die auch in ihrer Größe voneinander abweichen. Dies ist eine Folge der bei der heterotypischen Teilung abgesprengten Chromosomen. Der Vorgang geht so vor sich, daß sich einzelne Chromosomen von der Hauptmasse der Chromosomen abgelöst haben (which have dropped off the main spindle) und nun eine eigene kleine Spindel bilden. Der Autor führt dies Verhalten auf eine Bastardierung zurück. Daraus resultiert dann wiederum die bei einigen Arten angetroffene ziemlich große Zahl von morphologisch sterilen Pollen, die den fertilen gegenüber einen auffallenden Größenunterschied haben. Bei A. hippocastanum var. Baumannii findet der Verfasser Pollenmutterzellen vor, die sich in Degeneration befinden, ja sogar der ganze Pollensack scheint zu degenerieren, wobei die Tapetenzellen große Erweiterungen bekommen und den ganzen Sack füllen. In seiner Zusammenfassung sagt Hoar, daß sich die von ihm untersuchten Arten in zwei besondere Reihen fassen lassen, von denen die eine durch die Arten A. hippocastanum, A. glabra und A. octandra gebildet wird, während A. rubicunda, A. octandra var. hybrida, A. harboussi, A. mutabilis und A. pendulifolia die andere ausmachen. Die übrigen Arten scheinen, wenigstens nach der Ansicht von Hoar, auf Grund zytologischer Studien mehr oder weniger von der Meinung der Systematiker abzuweichen.

Eine andere Arbeit, die sich ebenfalls speziell mit dem männlichen Haplonten von Aesculus befaßt, stammt von Skovsted (22). Der Autor, der eine ganze Reihe von Aesculus-Arten untersucht hat, befaßt sich in der Hauptsache mit den Chromosomen dieser Arten. Er findet meistens ebenfalls die Grundzahl zwanzig, so bei A. hippocastanum und A. glabra, wo er die Chromosomen als klein bezeichnet. Im Gegensatz dazu sind die zwanzig Chromosomen bei

A. Pavia beträchtlich größer als die der beiden vorhergehenden Arten. Bei A. flava (lutea Wangenheim oder A. octandra Marsh) stellt er insofern eine Besonderheit fest, als die heterotypische Phase hier nur von sehr kurzer Dauer ist, so daß die Reduktionsteilung in einer ganz kleinen Zone im Staubbeutel gefunden wird, im Gegensatz zu den anderen Arten, wo in der Regel die ganze Anthere im selben Entwicklungsstadium vorgefunden wird. Auch hier zählt Skovsted zwanzig Chromosomen, die er als klein angibt. Von der Sektion Makrothyrsus ist A. parviflora (Makrostachya Michx.) untersucht worden, ein Strauch in Nordamerika, dessen Haploidzahl ebenfalls zwanzig ist; in der Größe gleichen die Chromosomen denen von A. hippocastanum und A. glabra. Dann hat der Verfasser noch A. mutabilis hort. untersucht, eine Kulturform zweifelhaften Ursprungs, nach Focke eine Abzweigung durch Kreuzung von A. flava mit A. Pavia. Die Chromosomen hiervon, gleichfalls zwanzig, erscheinen erheblich kleiner als die der beiden vermutlichen Eltern. Einen besonders breiten Raum widmet der Verfasser den Untersuchungen über den Hybriden A. rubicunda Lodd. (A. carnea). Es ist dies ein häufig kultivierter Gartenbaum, und zwar ein Bastard zwischen A. hippocastanum und A. Pavia mit der Haploidzahl vierzig. Es heißt dann weiter: „— — jedoch ein zytologischer Versuch gibt die Erklärung: die Spezies ist zytologisch konstant tetraploid. Fig. 8 zeigt die heterotypische Metaphase, und hier können mit ziemlich großer Sicherheit zwanzig große Chromosomen unterschieden werden mit deutlichem Ursprung von A. Pavia und zwanzig kleine Chromosomen von A. hippocastanum. So ist A. carnea eine morphologisch und zytologisch konstante und klar unterschiedene Art, die in historischer Zeit entstanden ist durch Kreuzung mit nachfolgender indirekter Chromosomenbildung (which has arisen in historical times by species crossing with following indirect chromosome binding). —" Skovsted hält dies für eine neue Stütze der Wingeschen Hypothese, von der Entstehung einer neuen Spezies durch Chromosomenverdopplung. Er führt dann noch andere „klassische" Beispiele hierfür an und betont, daß A. rubicunda insofern noch den Vorzug vor den anderen Beispielen hat, als man hier imstande ist, die Chromosomen der beiden Eltern zu unterscheiden. Zur Klärung der Frage über die Entstehung der indirekten Chromosomenbindung unternimmt der Autor noch einige experimentelle Kreuzungen zwischen A. hippocastanum und A. carnea einerseits und zwischen A. hippocastanum und A. Pavia andererseits. Scheinbar waren diese Kreuzungen auch erfolgreich, aber äußere Umstände verhinderten die restlose Durchführung der Untersuchung. Alsdann kommt er auf

die Arbeit von Hoar zu sprechen, dem er die Nichtbeachtung der Größenunterschiede der Chromosomen vorwirft. Allerdings sind in der betreffenden Figur bei Hoar alle Chromosomen gleich groß, doch spricht der Autor im Text von Größenunterschieden.

Schließlich wäre noch eine dritte Arbeit über die Pollenentwicklung bei Aesculus zu erwähnen, und zwar die Arbeit von Juel (11), worin der Verfasser neben der Entwicklung des Pollens bei zahlreichen Angiospermen auch die der hier in Frage stehenden Gattung streift. Ich will die nicht allzu genauen Feststellungen hier wörtlich wiedergeben: „Im Stadium der Tetradenteilung ist der Antherenraum bei dieser Art ungemein groß. Die Pollenmutterzellen sind zwar recht zahlreich, doch füllen sie bei weitem den Raum nicht aus. Der übrige Raum enthält ziemlich viel von einer feinfädig netzförmigen Substanz, die also hier früher als im Gewöhnlichen auftritt. Die Tapetenzellen sind ziemlich groß und führen ein sehr dichtes und dunkles Plasma. Wenn die Pollenkörner ziemlich ausgewachsen sind, die fibröse Schicht aber noch keine Verdickung zeigt, sind die Tapetenzellen noch ziemlich gesund und inhaltsreich, die Substanz im Antherenraum ist dann verschwunden. Später verlieren die Tapetenzellen ihren Inhalt und fallen zusammen. Schließlich bildet die Tapete nur ein dünnes Häutchen, in dem die Kernreste als schwache Punkte erscheinen."

Sind die oben erwähnten Stellen in der zytologischen Literatur über den männlichen Haplonten von Aesculus nur als Streiflichter zu bewerten, so sind Beobachtungen über die weibliche Haploidgeneration in noch geringerem Maße gemacht worden. Dies hat seinen Grund darin, daß es für den Beobachter besondere Schwierigkeiten macht, sich erst einmal räumlich die Lage und Anordnung der Samenanlage klarzumachen. Ich zitiere hier G. Kayser (12), der in seinen Beiträgen zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte der Samenanlagen folgendes schreibt: „— — Auf allen Querschnitten markiert sich der Innenwinkel der Fruchtfächer als eine tiefe, die Scheidewände gegeneinander abgrenzende Furche, die oberwärts zur völligen Trennung der Scheidewände führt. Es muß also ausdrücklich betont werden, daß die Samenanlagen von Aesculus den Scheidewandmitteln, nicht dem ‚Innenwinkel', eingefügt sind, und zwar trägt die eine Scheidewand je eines Fruchtfaches die untere Samenanlage, die andere Scheidewand die obere.

Durch zahlreiche Beobachtungen habe ich mich überzeugen können, daß von den beiden Samenanlagen jedes Faches die untere schräg abwärts, die obere schräg aufwärts steigt. Will man sich diese Tatsache vergegenwärtigen, so muß man einen transversalen Längsschnitt durch die mittlere Region eines Fruchtknotenfaches ausführen. — —"

Es folgt dann die Erklärung zu den diesbezüglichen Schnitten, worauf es weiter heißt: „— — Diese Stellung finde ich auch richtig bei Eichler aus einer Anmerkung, aus der hervorgeht, daß er die Samenanlagen als schräg superponiert bezeichnet. Aus der Untersuchung der Längsschnittbilder geht aber auch zugleich hervor, daß die Samenanlagen in jedem Fruchtfache verschieden gekrümmt sind. Die untere ist hängend (schief absteigend), apotrop, die obere schief aufsteigend, epitrop. — — Die merkwürdige Erscheinung, daß die obere Samenanlage in jedem Fache epitrop, die untere apotrop entwickelt ist, bewirkt nun, im Verein mit der auffälligen kampylotropen Krümmung, die den beiden Anlagen in gleicher Weise eigen ist, daß die beiden Nuzellen auf dem Längsschnitt nach der Art eines S sich aneinanderschließen. — — Hat man sich nun die Insertion der Samenanlagen, ihre epi- bzw. apotrope Krümmung und ihre Verteilung in den drei Fruchtfächern erst einmal klargelegt, dann kann es nicht mehr schwer fallen, die höchst merkwürdigen und anfänglich ganz verwirrenden Bilder zu verstehen, die sich aus den Fruchtknotenquerschnitten ergeben. — — Die Epidermis des äußeren Integuments wird von einer zarten Kutikula überdeckt. Ihre Zellen erscheinen auf Längs- und Querschnitten rechteckig und heben sich dadurch deutlich von den fünf bis sechs folgenden Zellschichten als rundliche Interzellularen zwischen sich lassende Parenchymzellen ab. Das innere Integument fand ich meist vierschichtig. Abweichenden Bau zeigen beide Integumente in der Mikropylarregion. Das innere Integument überragt nämlich das äußere und überwölbt den vom letzteren gebildeten Exostomrand. Hier vermehrt sich die Schichtzahl auf sechs bis sieben, und die Epidermiszellen der beiden Integumente erfahren eine größere Streckung senkrecht zur Oberfläche der Samenanlage. Im Gegensatz hierzu ist das massig entwickelte Parenchymgewebe am Nabel und auf der Rapheseite bis zur Chalaza hin äußerst kleinzellig und plasmareich. Das gleiche gilt von dem Gewebe des stark gekrümmten Nuzellus, der sich an der Chalaza kolbenförmig erweitert. Von den sechs Samenanlagen jedes Fruchtknotens bildet sich bekanntlich meist nur eine — seltener zwei oder gar drei — zum reifen Samen heran. Ist die Samenanlage durch Befruchtung zur Weiterentwicklung befähigt worden, so sieht man vom Mikropylarende aus den anfänglich langgestreckten Embryosack chalazawärts vorwärtsdringen. Bald darauf findet eine vollständige Resorption des ganzen Nuzellus statt; auch die Embryosackwand selbst fällt dem Auflösungsprozeß anheim. In jungen, etwa erbsen- bis haselnußgroßen Samen findet man nur noch eine große, mit Flüssigkeit erfüllte Höhle, die in ihrer Form dem ursprünglichen

Nuzellus entspricht. Nur muß man sich die Krümmung desselben noch stark vermehrt und die kolbenförmige, basale Partie um das Zehn- oder Zwanzigfache vergrößert denken. Es geht hieraus hervor, daß der Hauptzuwachs bei der Samenbildung der Chalazapartie zufällt. — —"

Diesen Ausführungen zufolge und besonders auf Grund der eigenartigen Stellung der Samenanlage und der außerordentlichen, mit zunehmender Entwicklung sich immer mehr ausprägenden Krümmung des Nuzellus wird es verständlich sein, daß man genau mediane Längsschnitte der Samenanlagen in den Präparaten nur in ganz seltenen Fällen findet und daß man deshalb meistens auf Kombinationen von Teilschnitten angewiesen ist.

Weitere Beobachtungen über Aesculus, und zwar über das Endosperm- und Embryostadium, entnehme ich einem kleinen Abschnitt einer Arbeit von Guérin (6), worin er in Anlehnung an M. Kayser davon spricht, daß der Embryo gegen die Samenschale wächst und daß nirgends ein Endosperm vorhanden ist. Und zwar gehen gleich die ersten Endospermkerne in ganz kurzer Zeit wieder zugrunde. Ich lasse hier die wenigen diesbezüglichen Zeilen im Original folgen: „— — M. Kayser s'exprime comme si l'embryon s'appliquait directement contre le tégument séminal, et ne fait pas mention de l'albumen. C'est qu'en réalité n'exsiste pas dans la graine mûre. Les noyaux d'albumen, qui tapissent à un moment donné la paroi du sac embryonnaire ne s'organisent pas en tissu et disparaissent bientôt completement. — —"

Als letzte Arbeit wäre noch die des Schweden Jönsson (10) zu erwähnen, die sich zwar etwas eingehender mit der weiblichen Haploidgeneration beschäftigt, die aber nur die allerersten Stadien der Entwicklung bringt und dies auch nur von A. hippocastanum selbst. Der Verfasser berichtet hierin, daß der Gang der Entwicklung dem anderer Sapindalesfamilien gleicht. Es wird eine Deckzelle angelegt, die Mutterzelle teilt sich in vier Tochterzellen, von denen die innerste die größte ist. Das ist der Normalfall, doch liegen auch Beobachtungen vor, nach denen mehr als eine Embryosackmutterzelle gebildet wird. Und zwar beschreibt Jönsson eine Entwicklung von drei Embryosackmutterzellen, von denen allerdings schon zwei in der Entwicklung zurückbleiben, indem sie nur noch zwei Tochterzellen gebildet haben im Gegensatz zu der dritten, die bereits vier Tochterzellen aufweist. Soweit reichen die Beobachtungen Jönssons.

Arbeitsmethode.

Bevor ich mit den eigentlichen Aufzeichnungen meiner Untersuchungen beginne, möchte ich noch kurz über die Methodik meines Arbeitens berichten. Das für meine Aufgabe benötigte Material wurde in den Monaten März, April und Anfang Mai der Jahre 1932 und 1933 gesammelt mit Ausnahme des Blütenmaterials von A. parviflora, einer Gattung, die bei uns erst im Juli und August zum Blühen kommt. Teilweise habe ich auch des Nachts Material gesammelt, da ich annahm, infolge der gerade zu dieser Zeit lebhaft einsetzenden Kern- und Zellteilungen günstiges Material in reicherem Maße zu erlangen. Ich habe aber gegenüber dem bei Tage gesammelten Material keine Vorteile gesehen. Das Material wurde in möglichst kleine Stückchen präpariert und zwei bis fünf Stunden in Carnoylösung gelegt, darauf wurde es durch verschiedene Alkoholbäder in aufsteigender Konzentration von 50 bis 90% entwässert, gelangte für je einen Tag in Benzol-Alkohol, Karbol-Benzol und reines Benzol; das so gehärtete Material wurde nochmals in reinem Benzol ausgewaschen, in einer flachen Porzellanschale mit Paraffinschnitzeln (Schmelzpunkt ca. 52°) und Benzol bedeckt und für drei bis vier Tage in den Thermostaten gesetzt. Das so genügend von Paraffin durchzogene Material wurde in Paraffinblöcke eingebettet und durch das Mikrotom in 5—10 μ dicke Schnitte zerlegt. Die erhaltenen Bänder wurden mit Eiweiß-Glyzerin auf die Objektträger aufgeklebt und durch Benzol vom Paraffin befreit. Die gänzlich paraffinfreien Schnitte wurden über ein Alkohol-Benzolbad und über Alkoholbäder in absteigender Konzentration wieder wasserhaltig gemacht und in eine 4% Eisenbeize gebracht. Am nächsten Tage wurden sie nach kurzem Wässern für 12—24 Stunden in eine 0,5% Hämatoxylinlösung gelegt und darauf gut gewässert und getrocknet. Da namentlich in älterem Material beim Trocknen Zerreißungen im Gewebe eintreten, wurden die Schnitte nach dem Färben wieder durch Alkohol entwässert und sogleich nach dem Herausnehmen auf der ganzen Oberfläche mit Terpineol bedeckt, das ich nach einigen Minuten wieder ablaufen ließ. Den Rest des Terpineols läßt man verdunsten. Das letzte 90% Alkoholbad war außerdem noch mit Eosin leicht angefärbt, wodurch ich Schnitte erhielt, die durch die Rosafärbung des Plasmas noch kontrastreicher waren. Durch diese Methode erhielt ich einwandfreie Bilder ohne Gewebszerreißung.

Eigene Untersuchungen.

Aescuus Pavila.

Die Antheren enthalten eine sehr große Anzahl Pollenmutterzellen; in einem einzigen Querschnitt wurden ca. 30—40 Pollenmutterzellen gezählt. Auch ist der ganze Anthereninhalt von fertilem Gewebe erfüllt. Im Stadium der Synapsis treten die Tapetenzellen mit ihren kräftig gefärbten Kernen sehr deutlich hervor. Die Zahl der Kerne der einzelnen Tapetenzellen schwankt zwischen zwei und vier. Das anfangs feste Gewebe des fertilen Teils der Anthere löst sich zu Beginn des Synapsisstadiums, siehe Abb. 1, in ein lockeres auf, wobei Zellgruppen, ja sogar einzelne Pollenmutterzellen inselartig umherliegen. Oft ist die Zellwand der Pollenmutterzellen so dick, daß man glauben könnte, es mit reifen Pollenkörnern zu tun zu haben, wenn nicht das Tapetum noch auf der Höhe seiner Ausbildung stände. Ebenfalls steht die Weiterentwicklung der Pollenmutterzellen und des Tapetums augenscheinlich in so wechselseitiger Beziehung, daß man von Anfang an bei der Gesamtbetrachtung einer jungen Anthere zu dem Schluß kommt, daß die Tapetenzellen ebenfalls aus dem sporogenen Gewebe entstanden ist und nicht wie in der Mehrzahl der Fälle aus dem peripher gelegenen. Die auf die Synapsis folgenden Stadien lassen eine Abnahme der Tingierbarkeit des Kernes erkennen, der bei der Diakinese nur noch als ganz blasses Gebilde zu sehen ist, ja auch dieses fehlt oft ganz und gar. In dem letzten Stadium konnte ich feststellen, daß die Haploidzahl der Chromosomen von A. Pavia zwanzig ist, siehe Abb. 3. Trotz der relativ hohen Chromosomenzahl und der dadurch bedingten Schwierigkeit des Zählens war es mir möglich, auf Grund sehr zahlreicher vergleichender Zählungen diese Zahl mit Sicherheit anzugeben. Durch die Reduktionsteilung entstehen dann die beiden Tochterkerne, die aber nicht in das Ruhestadium eintreten, sondern die sogenannte Interkinese bilden, wie sie die Fig. 10 zeigt. Ganz normal wie die bisherige heterotypische Teilung verläuft nun auch die homöotypische dieser Pflanze. Vielleicht wäre erwähnenswert, daß von jetzt ab kleine zeitliche Differenzen bei der Herausbildung der einzelnen Zwischenphasen entstehen; nämlich, während sich im Vorhergehenden in derselben Anthere sämtliche Pollenmutterzellen gleichzeitig entweder im Leptonemastadium oder der eigentlichen Diakinese befanden, ist

jetzt bei einzelnen Teilungen schon die Telophase eingetreten, während andere noch in der Interkinese, dem Zwischenstadium zwischen beiden Teilungen, verharren. In Abb. 6 sehen wir eine Metaphase der homöotypischen Teilung zum Teil schon im Begriff, in die Anaphase überzugehen, und in Abb. 4 eine Telophase. Hier in der Telophase konnte ich ebenfalls in günstigen Schnitten noch einmal zwanzig Chromosomen zählen. Die Abb. 5 zeigt das Stadium der vier jungen Pollenkerne, allerdings nur drei in einer Schnittebene. Haben sich nun die vier Kerne gebildet, so setzt die Abgrenzung der vier Tetraden ein. Während dieser Zeit ist Kern und Zytoplasma nur schlecht voneinander zu differenzieren, erst etwas später, wenn die Tetraden fertig herausgebildet sind, läßt sich der Kern wieder deutlich sichtbar machen. Die Bildung der vier Tetraden geht nach dem sog. „Furchungstypus" vor sich, d. h. erst nach der zweiten Teilung, wenn die vier Kerne frei in der Zelle liegen, setzt die Zellwandbildung ein, und zwar von außen nach innen, indem die zum Teil vorher ausgebildeten Phragmoplasten mit benutzt werden. Schürhoff faßt diese Art der Tetradenbildung als eine Unterabteilung des simultanen Typus auf, der hauptsächlich bei den Dikotyledonen vorkommt, während der sukzedane vornehmlich den Monokotyledonen eigen ist. Da die vier Zellen tetraedrisch liegen, so kommt es, daß man häufig nur drei von ihnen im Bild hat, während die vierte bei höherer resp. niederer Einstellung sichtbar wird. Durch die Art meiner Doppelfärbung mit Eosin, das das Plasma rosa färbt, konnte ich gut beobachten, wie alle diese Bildungsvorgänge sich noch innerhalb der Pollenmutterzelle abspielten; erst jetzt entläßt diese die Tetraden aus ihrem Verbande dadurch, daß die Zellwand der Pollenmutterzelle verschleimt und degeneriert. Die jungen Pollenkörner verlieren nun ihre durch die tetraedrische Lage bedingte Gestalt und gehen in ganz unregelmäßige Formen über, die man Faltungsstadien nennt. Die Pollen machen den Eindruck, als ob sie zerknittert und gedrückt worden wären. Der Kern ist überhaupt nicht mehr zu erkennen, oft ist der ganze Zellinhalt tief schwarz gefärbt und wird nur unterbrochen durch eine große Vakuole, die entweder zentral, meist aber wandständig liegt. Allmählich runden sich die Pollenkörner ab, als ob die faltigen Gebilde aufgeblasen würden, der Inhalt hellt sich auf, zeigt eine gleichmäßige, körnige Struktur des Plasmas und läßt die große Vakuole erkennen, nach der das Stadium Vakuolenstadium benannt ist. Späterhin tritt bei günstig differenzierten Präparaten auch der Kern des Pollens hervor. In diesem Einkernstadium scheint der Pollen einige Zeit zu verharren; ich traf die Mehrzahl meiner Schnitte in diesem Stadium an. In dieser Zeit findet die Ausbildung

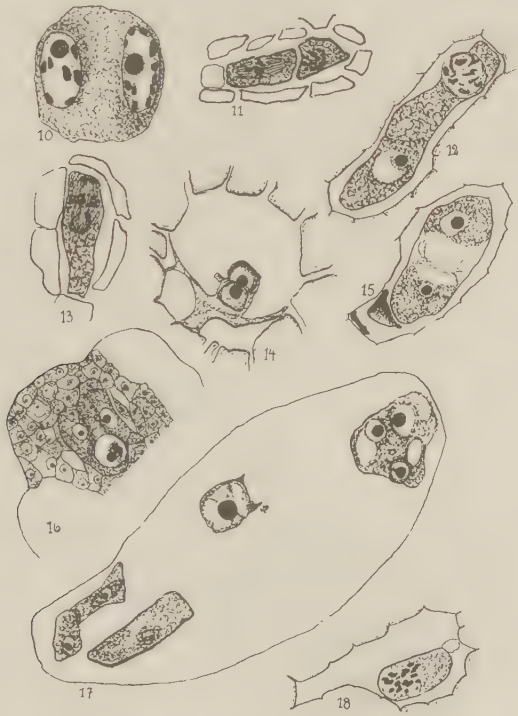
der Exine ihren Abschluß. Diese wird so stark und undurchlässig, daß Pollen in diesem Stadium nur sehr schwer den Farbstoff aufnehmen und den einmal aufgenommenen auch nur sehr schwer wieder abgeben, oft erst nach mehrtägigem Differenzieren. Bei günstigen Präparaten waren auch die Austrittsstellen des Pollenschlauches deutlich zu sehen. Schließlich schickt sich der Kern zur Teilung an und bildet so den vegetativen, einen großen und runden

Aesculus Pavia.

1. Synapsis der Pollenmutterzelle. — 2. Makrosporentetrade, die unterste, chalazale Makrospore, entwickelt sich weiter. — 3. Diakinese der Pollenmutterzelle. — 4. Telophase der homöotypischen Teilung. — 5. Die vier Tochterkerne der Pollenmutterzelle noch ohne Wandbildung (nur drei Kerne in der Schnittebene). — 6. Metaphase der homöotypischen Teilung. — 7. Vier Makrosporen. — 8. Archesporzelle in Teilung. — 9. Embryosackmutterzelle, tief im Nuzellus liegend.

Kern, in der Mitte des Plasmas liegend, und den generativen, der bedeutend kleiner ist und abgeplattet an der Zellwand liegt. Der Pollen ist nun ausgereift und verharrt in diesem Stadium bis zur Keimung auf der Narbe. Niemals fand ich ein Dreikernstadium, in dem durch Teilung des generativen Kerns zwei Spermakerne gebildet worden wären.

Während sich die Pollenmutterzellen im Stadium der Synapsis befinden oder sogar schon zur Diakinese übergehen, beginnt in der weiblichen Generation überhaupt erst die Differenzierung der fer-



Aesculus Pavia.

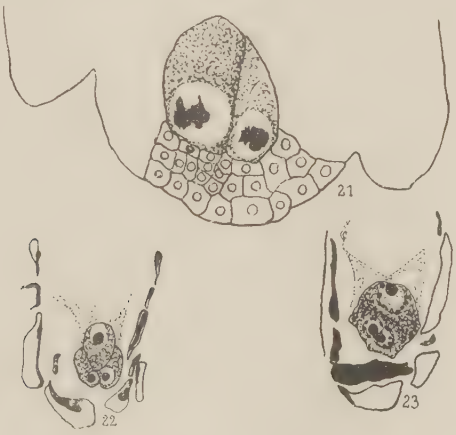
10. Interkinese. — 11. Makrosporendyade in Metaphase, Längs- und Polansicht der Spindeln. — 12. Makrosporendyade, die chalazale in Diakinese. — 13. Embryosackmutterzelle in Metaphase. — 14. Verschmelzung der Polkerne. — 15. Zweikerniger Embryosack. — 16. Drei Embryosackmutterzellen in einer Samenanlage. — 17. Reifer Embryosack. — 18. Embryosackmutterzelle in Diakinese.

tilen Zellen von den somatischen. Unter der Epidermis des Nuzellarhöckers teilt sich, wie in Fig. 8 abgebildet ist, eine Zelle, die sog. Archesporzelle, periklin und gibt nach außen eine Deckzelle und nach innen die Embryosackmutterzelle ab, die sich durch ihre Größe von den sie umgebenden Zellen deutlich abhebt. Es entsteht in der Regel eine Embryosackmutterzelle, wie sie Abb. 16 in der Metaphase zeigt; desgleichen zeigt Fig. 18 eine solche in Diakinese. In der Abb. 20 ist der öfters vorkommende Fall festgehalten, wo zwei Embryosackmutterzellen nebeneinanderliegen, und zwar im Pachynemastadium. Desgleichen teilt sich die Deckzelle noch einige Male, so daß zuletzt mehrere Deckzellen und bei mehrzelligem Archespor mehrere Deckzellreihen oder ganze Deckzellen-

Aesculus Pavia.

19. Embryosackmutterzelle in Metaphase, tief im Nuzellus liegend. — 20. Zwei Embryosackmutterzellen nebeneinander im Pachynemastadium.

komplexe gebildet werden. Daß sogar drei Embryosackmutterzellen nebeneinander vorkommen, zeigt die Fig. 16. Hier befindet sich die mittlere Zelle im Synapsisstadium, während die beiden seitlichen zurückgeblieben sind; auch läßt die Größe der mittleren Zelle schon die Annahme zu, daß sie sich zum Embryosack entwickeln wird, und daß die beiden seitlichen degenerieren werden. In späteren Schnitten habe ich jedenfalls nie mehr als einen Embryosack im Nuzellus gesehen. Durch den Vorgang der wiederholten Teilung der Deckzellen wird die Embryosackmutterzelle beträchtlich in das Innere des Nuzellus hineingeschoben, und es ergibt sich das für die krassinuzellate Samenanlage typische Bild, s. Fig. 9. Es setzt nun die Reduktionsteilung der Embryosackmutterzelle ein, beginnend mit der Synapsis; dieses Stadium muß längere Zeit andauern wie das entsprechende in der männlichen Haploidgeneration, denn ich traf eine überaus große Anzahl meiner jungen Samenanlagen auf dieser Stufe. Die Nuzelluskalotte ragt noch über das sich nun bildende Integument ein gutes Stück heraus, eine Differenzierung in inneres und äußeres Integument hat noch nicht stattgefunden. In Abb. 21 sehen wir zwei Embryosackmutterzellen in Synapsis, der Nuzellarhöcker ist noch frei. Die Fig. 19 bringt eine sich in der Metaphase befindende Embryosackmutterzelle, die schon beträchtlich in das Nuzellus-



Aesculus Pavia.

21. Zwei Embryosackmutterzellen in Synapsis. — 22. Eiapparat mit degenerierenden Randzellen des Nuzellus. — 23. Eiapparat.

innere hineingeschoben ist; auffallend ist der Größengegensatz dieser Zelle zu den sie umgebenden. Aus dieser Embryosackmutterzelle entstehen nun durch die heterotypische Teilung zwei haploide Tochterzellen, wie sie uns Abb. 11, wo die Spindeln senkrecht aufeinanderstehen, zeigt. Durch die darauffolgenden beiden homöotypischen Teilungen entstehen nochmals zwei Tochterzellen, so daß wir am Ende vier Makrosporen haben, die im Gegensatz zu den vier Mikrosporen zumeist in einer Reihe liegen, wie aus Abb. 7 hervorgeht. Zur Weiterentwicklung gelangt von den vier Zellen nur eine, und zwar die chalazale, die anderen drei verkümmern und sind nur noch als schmale, tief schwarz gefärbte Bogen über der chalazalen Makrospore zu erkennen. Oft sind sie schon restlos resorbiert, so daß man überhaupt keine Spur mehr von ihnen finden kann. In der Abb. 12 sehen wir eine Makrosporendyade, in deren chalazaler Zelle wir die Chromosomen erkennen können, die sich gerade in der Äquatorialregion befinden; eine Zählung der Chromosomen war für die Haploidzahl nicht beweisend, da nicht alle Chromosomen in der Schnittebene lagen. Die Dyade hebt sich durch die Größe des Nukleus und durch den Plasmareichtum sowie durch den Zellenumfang hervor. Fig. 2 zeigt uns eine Makrosporentetrade, die unterste, die chalazale, Makrospore nimmt schon den größten Raum ein, während die oberste, die mikropylare, am weitesten in ihrer Entwicklung zurückgeblieben ist. Die chalazale Makrospore wird nun durch Teilung des primären Embryosackkernes zum zweikernigen Embryosack, siehe Abb. 15. Wir sehen zwischen den beiden Kernen die Vakuole liegen und bemerken auch zur Mikropyle hin noch die Reste der anderen Makrosporen. Schließlich wird der Embryosack durch eine zweite Teilung vierkernig und durch eine dritte achtkernig. Der Embryosack bildet sich also ganz normal nach dem Haupttypus der Dikotyledonen. Die den Embryosack begrenzenden Nuzelluszellen beginnen zu degenerieren und erweitern so den Hohlraum, der im Verhältnis zu den Kernen des Embryosacks viel zu groß erscheint. Infolge der eigenartigen im Vorhergehenden beschriebenen Samenanlage ist es nur bei sehr günstig liegender Schnittebene möglich, einen achtkernigen Embryosack in einem einzigen Bild zu erhalten, zumal die Schwierigkeit noch dadurch zunimmt, daß bei fortschreitender Entwicklung der Samenanlage die Krümmung erheblich zunimmt, so daß man, wenn die Schnitte rechtwinklig zur Krümmungsebene liegen, oft zehn und mehr Schnitte benutzen muß, um sich ein vollständiges Bild von einem ausgereiften Embryosack zu machen. Hinzu kommt noch, daß von den sechs Samenanlagen eines Fruchtknotens zumeist nur eine zur vollständigen Entwicklung gelangt und befruchtet

wird, während die fünf anderen früher oder später zu degenerieren beginnen. Der Eiapparat des achtkernigen Sackes ist, wie aus der Abb. 23 hervorgeht, vollständig normal gelagert, d. h. nach der Mikropyle hin liegen die beiden Synergiden mit ihrem großen Nukleus. Zur Mitte des Nuzellus hin liegt den beiden Synergiden vorgelagert die Eizelle mit einem noch etwas größeren Nukleus, der nach innen zu gelagert ist und der Vakuole, die den Synergiden zugewandt ist; alle drei Vakuolen sind relativ klein. Fig. 22 zeigt eine solche Anlage des Eiapparates, daneben sieht man die beginnende Degeneration der Randzellen des Nuzellus. Dem Eiapparat gegenüber am anderen Ende des Embryosackes liegen die drei Antipoden, die verhältnismäßig schwach ausgebildet sind und bald degenerieren, so daß häufig von ihnen nichts mehr zu finden ist; zuweilen liegen sie auch etwas im chalazalen Gewebe eingebettet, so daß sie wenig ins Auge fallen. Zwischen Eiapparat und Antipoden liegen, in noch jüngeren Stadien weit auseinander, in älteren dicht beisammen oder gar schon verschmolzen, die beiden gut gefärbten, großen, ja oft riesigen Polkerne, die auf der Innenseite der Krümmung des Embryosackes aufeinander zuwandern; sie sind von allen Kernen des Embryosackes diejenigen, die bei einer Degeneration am längsten Widerstand leisten. Die Abb. 14 stellt einen Querschnitt durch die ungefähre Mitte des reifen Embryosackes dar. Man sieht die beginnende Verschmelzung der beiden Polkerne. Die Kerne liegen nicht in der Mitte des Embryosackes, sondern an der Wand der Innenkrümmung. Der durch diese Verschmelzung diploid gewordene sekundäre Embryosackkern zeichnet sich durch die gute Tinktionsfähigkeit seines sehr großen Nukleus aus, wie aus der Fig. 17 zu sehen ist. Die jetzt eintretende Befruchtung habe ich bei der, wie schon gesagt, relativ kleinen Zahl der befruchteten Embryosäcke nicht beobachtet. Jedenfalls tritt als erste Folgeerscheinung zunächst eine Teilung des jetzt triploid gewordenen Endospermkerns ein, die zu einer Reihe frei an der Innnenwand der Embryosackhöhle liegenden Endospermkerne führt. Wir haben es hier also mit der sog. nukleären Endospermbildung zu tun. Die Wandung der Embryosackhöhle besteht nicht aus einer einzigen Membran, sondern sie rekrutiert sich aus zahlreichen Membranresten obliterierter Randzellen des Nuzellusgewebes; bei ihnen liegen die wenigen Endospermkerne. Die Resorption des Nuzellusgewebes schreitet nun weiter, so daß auch die Endospermkerne von der Degeneration erfaßt werden und schon bald wieder verschwunden sind, wenn die befruchtete Eizelle sich zu teilen beginnt. Die Auflösung der Randzellen des Nuzellus und die dadurch entstehende große Höhlung

kommt auch bei Nichtbefruchtung der Samenanlage zustande. Wir haben in dieser Hinsicht ein gleiches Verhalten wie bei den krassinuzellaten Samenanlagen der Scitamineen und den Leguminosen, die außerdem ebenfalls wie die Hippocastanaceen im reifen Zustand der Samen nährgewebslos sind und nur einen großen, fleischigen Embryo bergen.

Aesculus discolor × octandra.

Die frühesten Stadien, die ich zu sehen bekam, zeigten schon eine deutliche Differenzierung des sporogenen Gewebes vom vegetativen durch die stärkere Färbung der Kerne. Auch hier bildete das Anthereninnere bis zum Beginn der Synapsis ein zusammenhängendes festes Gewebe, um nachher wieder einer Auflockerung in Einzelzellen oder Zellkompiexe Platz zu machen. Da man weiß, daß das sporogene Gewebe der Anthere nur aus Pollenmutterzellen besteht, ohne daß dazwischen sterile Zellen liegen, die eventuell von den fertilen aufgezehrt werden könnten und so die Auflockerung des Gewebes ergeben könnten, so scheint mir die Erklärung für die eigenartige Erscheinung von G. Tischler (26) recht zwingend zu sein, der meint, die Archesporzellen seien dem intensiv eintretenden Wachstum der Anthere nicht gewachsen, so daß infolgedessen zwischen den Pollenmutterzellen Interzellularräume entstünden und so das eigenartige Bild ergäben. Ähnliche Bilder trifft man auch bei der weiblichen Generation an, wo ebenfalls das Wachstum des Ovariums mit dem der umliegenden Partien nicht Schritt hält. Tischler hält dies für ein Zeichen der Bastardnatur der Pflanzen, da es nach ihm nur bei solchen vorkommt. Gut gefärbt waren auch die Nuklei der Tapetenzellen, die im Stadium der Synapsis, meist zwei- oder dreikernig sind. Das folgende Stadium der Diakinese wurde wieder häufig angetroffen, so daß einwandfrei die Haploidzahl zwanzig ermittelt werden konnte, s. Abb. 9. Die heterotypische Teilung geht bis hierher ihren normalen Gang, die homöotypische Teilung dagegen zeigt, wenn auch nur vereinzelt, einige Unregelmäßigkeiten, die für Bastarde, und um einen solchen handelt es sich hier, typisch sind. Hoar, der im Jahre 1927 seine Untersuchungen über die Chromosomen von Aesculus, vorgenommen an verschiedenen Aesculusarten, und zwar an den Antheren, veröffentlicht hat, hat ebenfalls diese Unregelmäßigkeiten jedoch bei viel häufigerem Vorkommen, als ich sie sah, geschildert. Ich verweise auf seine Arbeit, von der eingangs die Rede war. In der heterotypischen und homöotypischen Teilung

bemerkte ich bei gründlicher Betrachtung viel seltener abgesprengte Chormosomen, als es bei dem ersten orientierenden Durchschauen der Fall zu sein schien. Es stellt sich dann nämlich heraus, daß sehr häufig irgendwelche Plasmaklümpchen abgesprengte Chromosomen vortäuschen. Während Abb. 4 den Normalfall einer homöotypischen Teilung mit fast parallel liegenden Spindeln zeigt, ist in Fig. 5 ein Fall von Chromosomenabsprengung während der heterotypischen Teilung festgehalten. Indem das Gros der Chromosomen in der Metaphase die Äquatorialplatte schon erreicht hat, befinden sich noch zwei Chromosomen in der Nähe des einen Pols. Sie sind also von dem gemeinsamen Zug zur Kernplatte hin nicht erfaßt worden. Jedoch konnte ich die Bildung einer dritten, durch die abgesprengten Chromosomen bedingten Kernspindel nicht feststellen, wie Hoar sie einmal gesehen hat (dort Tafel III, Fig. 4). Im weiteren Verlauf bilden sich schließlich normalerweise vier Tochterkerne, deren Zellen wieder nach dem simultanen, und zwar nach dem Furchungstypus entwickelt werden und die noch eine ganze Weile von der Zellwand der Pollenmutterzelle eingeschlossen werden, wie aus Abb. 10 ersichtlich. In diesem Stadium fand ich auch vereinzelt Tetraden, deren Inneres fünf junge Pollen enthielt, Fig. 7. Ja, auch sechs und mehr Pollen scheinen entstehen zu können, was ich aus Abb. 1 entnehme, wo ein junges Pollenkorn zwei Kerne besitzt und in Zellteilung übergehen will; denn man wird kaum annehmen können, daß in dem jugendlichen Stadium, wo die Pollen noch im Verbande der Pollenmutterzellen liegen, der Pollenkern schon zur Teilung in den generativen und vegetativen Kern geschritten ist. Abgesehen davon, daß in diesem Falle die beiden Kerne sich nicht gleichen wie hier. Fig. 2 zeigt neben vier normal großen Pollenkörnern ein fünftes, das bedeutend kleiner ist. Dieser Fall, daß die überzähligen Pollenkörner und die normalen Größenunterschiede aufweisen, ist häufig. Diese Überzahl der Pollenkörner ist, wie man allgemein annimmt, eine Folgeerscheinung der Absprengung von Chromosomen. Allmählich werden die Umrisse der Wände der Pollenmutterzellen unscharf, die Membranen verschleimen und die jungen Pollen werden von ihrer Mutterzelle entlassen. Die jetzt folgenden Erscheinungen sind normal, wir sehen das Faltungsstadium, darauf das Vakuolenstadium, das einkernig ist, und schließlich liegt der normale, reife Pollen vor uns, der zwei Kerne besitzt. Fig. 6 zeigt uns ein relativ seltenes Stadium, nämlich den Augenblick, wo die flache, uhrglasförmige generative Zelle sich von der Zellwand ablöst und ins Innere der vegetativen Zelle hineinwandert; ein Vorgang, der nach Schürhoff ernährungsphysiologisch gewertet werden muß. Man sieht deutlich, daß der Kern

der vegetativen Zelle erheblich größer ist und daß in dem generativen verschiedene extranukleare Nukleoli liegen. In dem letzten uns interessierenden Stadium ist das Tapetum restlos degeneriert, und nur noch ganz vereinzelte Gewebefetzen zeugen von seiner ehemaligen Existenz. Die Pollen zeigen wieder eine dicke Exine mit mehreren Austrittsstellen für den Pollenschlauch. Schon in die

Aesculus discolor × octandra.

1. Überzählige Pollen. — 2. Vier normalgroße Pollenkörner, das fünfte bedeutend kleiner. — 3. Beginn einer Plasmodiumbildung. — 4. Normale homöotypische Teilung. — 5. Heterotypische Teilung mit abgesprengten Chromosomen. — 6. Einwanderung der generativen in die vegetative Zelle. — 7. Fünf Pollen in einer Pollenmutterzelle. — 8. Dreizelliges Archespor. — 9. Diakinese der Pollenmutterzelle. — 10. Pollentetrade.

Tetradenbildung fällt der Degenerationsbeginn des Tapetums, die Struktur der einzelnen Zellen geht verloren, ja teilweise lösen sich die Zwischenwände zweier benachbarter Zellen auf. Die Kerne sind in Degeneration begriffen. Zum Teil sah ich langgestreckte Zellen, die bis zu einer Tetrade hinreichten und mit der dieser zugewandten Seite die Tetrade ein wenig umfaßten. Ich konnte mich nicht des Eindrucks erwehren, daß sie eine amöboidartige Bewegung hätten, siehe Abb. 3. Doch habe ich nicht die Erscheinung eines echten Periplasmodiums beobachten können. Es scheint jedoch eine Tendenz nach dieser Richtung hin vorzuliegen.

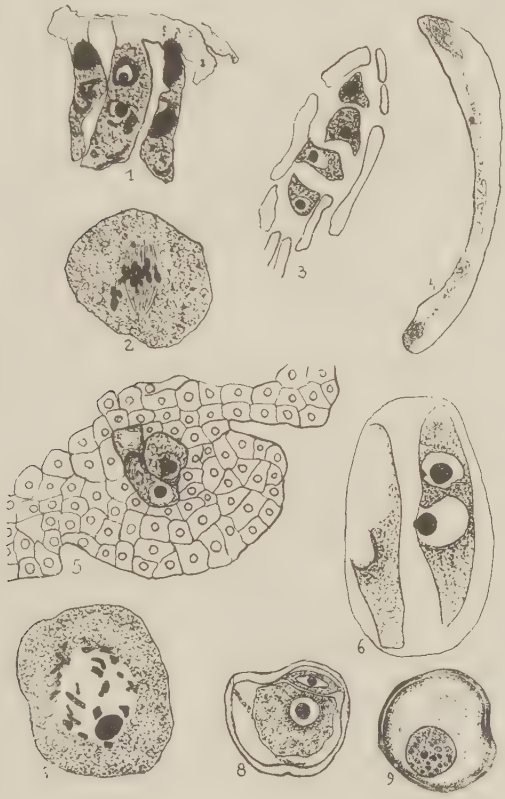
Auch bei Aesculus discolor × octandra ist der männliche Haplont zeitlich schon weiter ausgebildet als der weibliche. Ich fand bei dieser Pflanze sowohl ein einzelliges als auch ein mehrzelliges und dann in der Regel zwei- oder dreizelliges Archespor. Der Nuzellarhöcker liegt in diesem Frühstadium vom Integument noch völlig unbedeckt, doch finden sich an den Seiten der Samenanlage schon flügelartige Ansätze, wo hingegen eine Differenzierung in inneres und äußeres Integument noch nicht zu erkennen ist. Die Samenanlage, die im reifen Zustand die Fruchtknotenhöhle vollkommen ausfüllt, nimmt in diesem ganz jungen Stadium knapp ein Drittel des Hohlraumes ein. Die Archesporzelle, die sich periklin geteilt hat, liefert nun die Embryosackmutterzelle und die Deckzelle. Letztere teilt sich wieder mehrfach, so daß die Embryosackmutterzelle wieder tief im Nuzellusinnern zu liegen kommt. Fig. 8 zeigt uns drei Archesporzellen, jedoch erst kurz nach der Teilung, denn noch ist nur je eine einzige Deckzelle vorhanden. Bevor dann die Embryosackmutterzelle zur Reduktionsteilung übergeht, vergrößert sich ihr Zellvolumen und sie hebt sich dadurch deutlich von den anderen Zellen ab. Jetzt erkennt man auch ebenfalls die ersten Ansätze zur Differenzierung des Integuments. Das Synapsisstadium ist auch hier wieder lang andauernd. Die Embryosackmutterzelle macht nun den ersten Teilungsschritt der Tetradenteilung; das Diakinesestadium habe ich hierbei nicht zu sehen bekommen. Wir haben nun die Makrosporendyade vor uns. Es folgt die homöotypische Teilung, deren Resultat die in einer Reihe liegenden vier Makrosporen sind. Hier setzt nun für einen großen Teil der Samenanlagen eine Degeneration ein. Die Makrosporenzellen färben sich vollständig schwarz, so daß man Kern und Plasma überhaupt nicht mehr unterscheiden kann. Die Zellen werden deformiert und nehmen unregelmäßige Gestalt an. Von dieser Degeneration werden auch die benachbarten Nuzelluszellen erfaßt, und schließlich ist das Innere der Samenanlage nur noch ein blasses Gebilde, das einen welken und schlaffen Eindruck macht. In den Integumenten ist das

Plasma vollständig verschwunden, und übrig sind nur noch die Zellwände, die, zusammengedrückt, als gebogene und zackige schwarze Linien erscheinen. Auf diesem Stadium endet wie gesagt die Entwicklung der meisten Samenanlagen. Ich habe dann auch später in den Herbsten der Jahre 1932, 1933 und 1934 an den Bäumen, die sehr reichlich geblüht hatten, keine einzige Frucht entdecken können. Nach dem Abfall der Blüten hatte es den Anschein, als ob sich einige Früchte entwickeln würden, da sich Fruchtknoten bis zur Größe einer Johannisbeere bildeten, doch auch diese wurden bald welk und fielen schließlich ab. Hier bilden also die zytologischen und morphologischen Befunde eine gegenseitige Bestätigung für die Bastardnatur dieser Pflanze.

Aesculus octandra.

Die präsynaptischen Stadien dieser Pflanze sind regelmäßig. Zunächst füllen die Pollenmutterzellen den ganzen Antherenraum aus, um dann wieder hinter dem Wachstum des peripher gelegenen Gewebes zurückzubleiben. Schon vor der Synapsis sind die Tapetenzellen zwei- und dreikernig und machen häufig schon während derselben den Eindruck einer beginnenden Degeneration: die Kerne lösen sich auf, man erkennt nur noch eine Anzahl Nukleolen, die sich kaum vom Zellplasma abheben; ja zuweilen ist die ganze Zelle homogen von dunkel gefärbtem Plasma ausgefüllt. Die Degeneration beginnt damit, daß die Konturen der Zellkerne verschwimmen und die Kerne hypertrophiert erscheinen. Fig. 1 stellt einen Ausschnitt aus dem Tapetum dar, der zeigt, daß die Wand zwischen den einzelnen Zellen schon aufgelöst ist, die beiden seitlichen Tapetenzellen zeigen schon Hypertrophie der Kerne, während die mittlere Zelle noch die Nukleoli erkennen läßt. Die Pollenmutterzellen entwickeln sich normal weiter. Es folgt die Diakinese, auch hier konnte ich wieder, wie aus Abb. 7 ersichtlich ist, die Haploidzahl zwanzig feststellen. Auch in den darauf folgenden Stadien der homöotypischen Teilung hatte ich bei günstigen Meta- oder Anaphasen die Gelegenheit, zwanzig Chromosomen zu zählen. Bei dieser Pflanze waren ebenfalls wieder abgesprengte Chromosomen in den eben genannten Stadien zu sehen, Chromosomen, die sogar außerhalb der eigentlichen Kernspindel lagen, wie hierfür die Abb. 2 ein Beispiel bringt. Schließlich entstehen wieder vier Tochterkerne im Normalfall, zwischen denen durch Furchung Zellwände angelegt werden, so daß vier junge Pollenkörner gebildet werden. Nun entläßt die Pollenmutterzelle nach längerer Dauer die Pollen, die nun ihrerseits wieder die üblichen Bilder des Faltungs- und

später des Vakuolenstadiums zeigen. Während dieser ganzen Entwicklung läßt die Färbbarkeit des Plasmas der Tapetenzellen und der Kerne immer mehr nach, die vorher großen Nuklei zerfallen in wahllos im spärlichen Plasma liegende kleine Nukleoli; das Tapetum fällt der Degeneration anheim. Die freigewordenen Pollenkörner verharren lange Zeit hindurch im Einkernstadium, um dann



Aesculus octandra.

1. Beginnende Degeneration des Tapetums. — 2. Abgesprengte Chromosomen außerhalb der Kernspindel. — 3. Makrosporentetrade. — 4. Gesamtansicht des achtkernigen Embryosacks in schwacher Vergrößerung. — 5. Zwei Embryosackmutterzellen im Nuzellus. — 6. Zwei Makrosporendyaden nebeneinander. — 7. Diakinese der Pollenmutterzelle, 20 Chromosomen. — 8. Zweikerniges reifes Pollenkorn. - - 9. Teilung des primären Pollenkorns.

endlich die Teilung des primären Pollenkerns vorzunehmen. Fig. 9 zeigt ein solches Pollenkorn, das sich anschickt zweikernig zu werden; wir sehen den Beginn der Kernteilung, und zwar blicken wir vom Pol her auf die Chromosomen, die in der Äquatorialebene liegen. Die reifen Pollen zeigen Zweikernigkeit, siehe Abb. 8, zwischen ihnen liegen blasse Zwergpollen.

Die jungen Samenanlagen, deren Nuzellusgewebe kuppelförmig aus dem vorläufig noch in der Einzahl vorhandenen Integument herausragt, zeigte in den jüngsten interessierenden Stadien wieder das einzellige und das mehrzellige Archespor. Beide Arten, sowohl das entwicklungsgeschichtlich primäre, mehrzellige, wie auch das progressive einzellige Archespor sind in ihrem Vorkommen etwa gleich stark vertreten. Nachdem mehrere Deckzellen abgegeben worden sind, haben sich die beiden Embryosackmutterzellen, wie aus Fig. 5 ersichtlich, schon zu einer auffälligen Größe entwickelt. In der Regel wird nun eine der beiden Embryosackmutterzellen verdrängt, so daß nur eine weitergebildet wird. Daß sich auch zwei Embryosackmutterzellen unter Umständen weiterentwickeln können, geht aus Abb. 6 hervor; dort liegt neben einer Makrosporendyade noch eine zweite, die allerdings schon der ersten Platz zu machen scheint. Schließlich kommt es in ganz normaler Weise zur Bildung der Makrosporentetrade. Fig. 3 zeigt eine solche Tetrade, deren einzelne Makrosporen frei in der Nuzellushöhle liegen; auch hier scheint es, als ob durch das intensive Wachstum der Nuzelluszellen die Tetrade auseinandergezogen worden wäre, ein Vorgang, wie wir ihn in der männlichen Haploidgeneration im späten Synapsisstadium auch schon angetroffen haben. Die der Chalaza am nächsten liegende Makrospore gelangt zur weiteren Entwicklung, während die drei anderen verkümmern. Während dieser ganzen Vorgänge ist die Samenanlage zu ansehnlicher Größe herangewachsen und füllt nun die ganze Fruchtknotenhöhle aus. Die beiden Integumente umschließen jetzt die Mikropyle. Der Embryosack ist nunmehr sehr lang gestreckt und verläuft in gleicher Krümmung wie der Nuzellus. Im Reifestadium ist er achtkernig und zeigt die normale Anordnung der Kerne; eine Übersicht über die langgestreckte, gekrümmte Gestalt sowie über die Lage der Kerne gibt die schwache Vergrößerung in Abb. 4. An der Mikropyle liegt der Eiapparat mit dem dem Zentrum des Embryosacks zugekehrten Ei. Synergiden sowohl als auch die Eizelle besitzen eine kleine, kaum wahrnehmbare Vakuole. Dann folgt nach der Mitte zu der eine Polkern, und ihm entgegenwandernd noch in weitem Abstande der andere; wieder nehmen die beiden Polkerne ihren Weg auf der Innenseite der Krümmung. Schon jetzt fällt die be-

deutende Größe der Nuklei der Polkerne im Gegensatz zu der der anderen Elemente auf. Diese Größe nimmt später noch zu, so daß das Kopulationsprodukt der beiden Kerne schon bei schwacher Vergrößerung sofort ins Auge fällt. Dieser sekundäre Embryosackkern ist es auch, der bei der späteren Degeneration des Embryosacks am längsten erhalten bleibt. Ganz dicht an der Chalaza liegen die drei kleinen, kurzlebigen Antipoden. Befruchtete Embryosäcke habe ich in meinem Material nicht auffinden können. Die größte Anzahl Fruchtknoten, die ich schnitt, waren in Degeneration begriffen. Eine Nachprüfung im Herbst ergab eine außerordentlich kleine Zahl von Früchten.

Aesculus glabra var. arguta.

Die Antheren zeigen einen inhaltsreichen Querschnitt. Ich konnte bis zu dreißig Pollenmutterzellen auf einem einzigen Schnitt zählen. Die Synapsis war lang andauernd, und während dieser zeigte sich das Tapetum im Zweikernstadium. Seine Kerne sind gut gefärbt und ziemlich groß, die einzelne Tapetenzelle ist schmal und auffallend lang gestreckt. Eine Zählung der Chromosomen konnte ich leider nicht vornehmen, da ich das Stadium der Diakinese, das hier außerordentlich kurz zu sein scheint, niemals zu sehen bekam. Die ebenfalls nicht sehr reichlichen Bilder der homöotypischen Teilung ließen keine Unregelmäßigkeiten erkennen, auch lieferten die Tetraden stets vier ganz regelmäßige Pollen. Zu dieser Zeit beginnt das Tapetum schon zu degenerieren. Im Gegensatz zu den früher untersuchten Pflanzen sind die Theken der Antheren sehr dicht mit Pollenkörnern, die sich im Faltungsstadium befinden, gefüllt, so daß man den Eindruck hat, als ob die einzelnen Pollen durch die Knappheit des ihnen zur Verfügung stehenden Raumes in das Faltungsstadium gepreßt würden; hierbei ist die Exine schon gut ausgebildet, siehe Abb. 7. Das Vakuolenstadium zeigt uns den Antherenninnenraum in pollenärmerem Zustande, doch ist wohl anzunehmen, daß durch das Schneiden ein Teil der Pollenkörner herausgefallen ist, denn die Form der Pollenkörner ist jetzt rundlich und läßt auf völlige Selbständigkeit schließen, so daß ein Ineinanderverzahnen und dadurch gegenseitiges Festhalten nicht mehr eintreten kann. Die einzelnen Pollenkörner sind auffallend groß, und die Vakuole nimmt fast ganz das Innere des Korns ein, so daß der Zellkern ganz flach an die Wand gedrückt wird. Dieses Faltenstadium, welches längere Zeit andauert, habe ich in sehr vielen meiner Bilder zu sehen bekommen. Erst nach einiger Zeit macht die Vakuole einem plasma-

reichen Inhalt Platz, hier läßt sich auch der gut ausgebildete vegetative Kern deutlich erkennen. Auch dieses Stadium ist von längerer Dauer. Schließlich ist auch hier das vollends ausgereifte Pollenkorn zweikernig; in Abb. 6 bringe ich die Teilung des primären Kerns. Weiterhin konnte ich sogar, wie Fig. 5 zeigt, Pollenkörner beobachten, die schon ausgangs ihres Faltungsstadiums bereits zweikernig waren. Doch führt auch diese Frühentwicklung niemals zu reifen, dreikernigen Pollen. Von Interesse ist, daß ich

Aesculus glabra var. arguta.

1. Eiapparat. — 2. Zweikerniger Embryosack. — 3. Die beiden Polkerne. — 4. Einkerniger Embryosack. — 5. Pollenkörner im Faltungsstadium, bereits zweikernig. — 6. Teilung des primären Pollenkerns. — 7. Faltungsstadium.

im Vakuolenstadium einen Zustand vorfand, der mich des öfteren verlockte, bei dieser Pflanze ein Periplasmodium anzunehmen. Die Tapetenzellen waren teilweise ganz von der peripheren Schicht losgelöst und streckten sich dem Inneren der Anthere entgegen, ja einzelne befanden sich sogar zwischen den am Rande liegenden Pollen. Doch traf ich im zentralen Teil der Theke keine Tapetenzellen an. Demgegenüber wäre zu sagen, daß dort, wo wir ein echtes Periplasmodium vor uns haben, dieses schon zur Zeit, da die Tetraden gebildet werden, entsteht, während hier in diesem Falle zur Zeit des Vakuolenstadiums der Pollenkörner mit ihrer immerhin schon recht dicken Exine kaum an einen ernährungsphysiologischen Vorgang gedacht werden kann. Jedenfalls zeigt sich auch hier wieder die Tendenz, ein Periplasmodium zu bilden, wie bei Aesculus Pavia, ein Beispiel für das fluktuierende Verhalten der Aesculus-Arten.

Die Entwicklung der weiblichen Haploidgeneration dieser Pflanze zeigt im wesentlichen keinerlei Abweichungen von dem Typus der vorhergehenden. Wir finden wieder ein ein- oder mehrzelliges Archespor und die Bildung mehrerer Deckzellen. Die Embryosackmutterzelle ist ungefähr doppelt so groß wie ihre benachbarten Zellen. Durch die Reduktionsteilung entstehen vier Makrosporen, die wieder in einer Reihe liegen; unterdessen sind die innersten Randzellen des Nuzellus schon zum Teil kollabiert. Es entsteht eine große Höhlung im Nuzellus, in die nun die chalazale Makrospore mit einem großen Nukleus als primärem Embryosackkern hineinwächst. Auf der Abb. 4 ist so ein einkerniger Embryosack festgehalten: wir sehen, daß das Plasma die relativ große Höhle bei weitem nicht ausfüllt, der Raum, in dem der einkernige Embryosack liegt, wird von den schon desorganisierten Randzellen des Nuzellus gebildet, deren zusammengedrückte Membranreste kulissenartig gelagert sind; nach der Mikropyle hin sehen wir noch die Reste der drei übrigen Makrosporen. Die nächste Entwicklungsstufe gibt die Abb. 2 wieder, dort sehen wir einen zweikernigen Embryosack, der Plasmaschlauch, der sich in der Nähe der Mikropyle und der Chalaza erweitert, enthält an diesen Stellen je einen großen Kern, die beiden Tochterkerne des primären Embryosackkerns. Bei weiterer Teilung der beiden Kerne entsteht der vierkernige Embryosack und aus diesem bei einer dritten Teilung der achtkernige, in dem zunächst in der Mikropylar- und Chalazalregion je vier Kerne liegen. Von diesen wandert wieder je einer zur Mitte des Embryosackes, so daß wir dann die normale Lage der Elemente des reifen Embryosackes haben. Von einem solchen achtkernigen Embryosack gibt

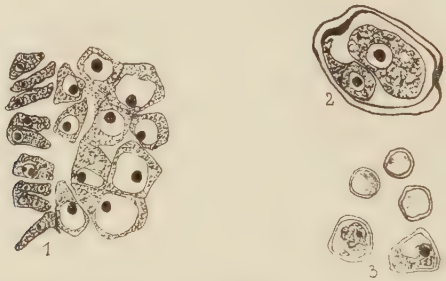
die Abb. 1 den Eiapparat und die Abb. 3 die Pollenkerne wieder, die schon ganz dicht beieinander liegen; von den Antipoden ist nur eine zu sehen. Den Vorgang der Befruchtung selbst konnte ich bei Aesculus glabra nicht beobachten. Auch hier werden die den Embryosack begrenzenden Nuzelluszellen aufgelöst, so daß die wenigen Endospermkerne, die ja der Embryosackwand eng anliegen, ebenfalls rasch zugrunde gehen, wenn der Embryo erst aus wenigen Zellen besteht. Also auch hier fällt die Ernährung des jungen Embryos, die eigentlich Aufgabe des Endosperms wäre, den chalazalen Partien des Nuzellus zu, in denen dann auch sehr zahlreiche Gefäßbündel enden und die späterhin die Hauptwachstumszone des jungen Samens bilden. Während das Nuzellusgewebe zum größten Teil zugrunde geht, wächst der Nuzellus an der Mikropyle ein Stück in sie hinein und bildet so die spätere Tasche, in der die Radicula des jungen Embryo liegt.

Aesculus hippocastanum × Pavia = rubicunda = carnea.

Bei der Untersuchung des Materials von Aesculus hippocastanum × Pavia fand ich die jüngsten Antheren schon im Stadium der Synapsis der Pollenmutterzellen vor. Die Pollenmutterzellen und die sie umgebende Tapetenschicht heben sich deutlich von dem sie umkleidenden Gewebe ab, die ersteren vornehmlich durch die Größe ihrer Zellen und Zellkerne, die letzteren durch ihre regelmäßige, reihenweise Anordnung und die durchweg langgestreckte Form der Zellen. Teilweise liegen die Pollenmutterzellen noch zusammenhängend und bilden so ganze Komplexe, zum Teil aber liegt jede Pollenmutterzelle schon für sich, es beginnt hier also ebenfalls schon durch die durch das stärkere Wachstum der äußeren Antherenschichten bedingte Zerreißung des Pollenmutterzellenkomplexes in Einzelzellen, wie wir sie schon vorher bei den oben untersuchten Pflanzen vorgefunden haben. Das Tapetum zergliedert sich ebenfalls in einzelne Tapetenzellen, die frei, ohne aneinander zu grenzen, im Raum liegen und zungenförmig ins Innnere der Theka hineinragen. Die Fig. 1 gibt uns ein Bild dieses Entwicklungsstadiums. Die Tapetenzellen besitzen zum Teil erst einen Kern, doch der größte Teil ist schon zweikernig. Die nachfolgenden Stadien der Diakinese habe ich in meinem Material nicht beobachten können, so daß ich über die Haploidzahl von A. rubicunda keine Angaben machen kann und auch zu den Beobachtungsergebnissen von Hoar und Skovsted keine Stellung nehmen kann, die bei dieser Pflanze teilweise vierzig Chromosomen gezählt haben, wonach sie also tetraploid wäre. Ich kann Skov-

stedt zustimmen, der die bei Hoar hierauf bezüglichen Zeichnungen beanstandet, weil sie den Größenunterschied der Chromosomen der beiden Eltern nicht angibt. Denn ich habe die Chromosomen von A. hippocastanum und A. Pavia nachgemessen und tatsächlich einen Unterschied gefunden: die Chromosomen der ersten Art waren 2—2,5 μ lang, die der letzten im Mittel 3,5 μ lang. Ich sage lang, denn bei beiden Autoren sind die Chromosomen als kreisrunde Gebilde wiedergegeben, während sie in Wirklichkeit langgestreckt sind und sogar einen sehr deutlichen Unterschied zwischen Längs- und Querdurchmesser aufweisen. Betreffs der Chromosomen sind also beide Autoren ungenau. Die Stadien der weiteren heterotypischen und homöotypischen Teilung kamen auch nicht zur Beobachtung, doch ist es wahrscheinlich, daß hier Unregelmäßigkeiten durch Chromosomenabsprengung und eine daraus resultierende Schwankung der Vierzahl in den einzelnen Tetraden der Pollenmutterzellen vorkommt. Die nach der Entlassung aus der Mutterzelle freigewordenen Pollenkörner beginnen sich nun, nachdem sie das Faltungs- und Vakuolenstadium durchlaufen haben, abzurunden. Schnitte in diesem Stadium zeigen die Hauptmenge des Pollens völlig dunkel gefärbt, und es gelingt nur bei einzelnen, sie durch ausgiebiges Differenzieren etwas aufzuhellen, so daß man den eigentlichen Zellinhalt erkennen kann. Schon bevor der Pollen seine endgültige Gestalt annimmt, also noch während der unregelmäßigen Form des Faltungsstadiums, hat sich der primäre Pollenkern in den vegetativen und generativen Kern geteilt, siehe Abb. 2. Während nun der größere Teil der Pollenkörner das aufgespeicherte Hämatoxylin infolge der dicken Exine nur schwer abgibt, ist ein Teil des Pollens nach kurzer Differenzierung stark entfärbt, es handelt sich hierbei um Zwergpollen, die erheblich kleiner als die fertilen sind und auch wegen der dünneren Exine schneller ihren Farbstoff abgeben. Wir sehen in diesen Zwergpollen ebenfalls einen Kern, der kleiner ist und in einer ziemlich spärlichen Plasmamasse liegt, die ihrerseits wieder von der übrigen Zelle als von einer großen Vakuole umschlossen wird. Dieses häufige Vorkommen von Zwergpollen, die zum großen Teil sogar vollkommen leer sind, läßt auf vorausgegangene Unregelmäßigkeiten während der Teilungsvorgänge in der Pollenmutterzelle schließen. Die Abb. 3 bringt solche Zwergpollen mit und ohne Zellkern. Beobachtenswert ist ferner auch noch das Verhalten des Tapetums in diesen späteren Stadien. Einzelne Tapetenzellen kann man kaum noch erkennen, die Zellwände sind zum Teil aufgelöst und die Plasmamasse hat sich zwischen die einzelnen Pollenkörner ergossen, wo sie teilweise den ganzen Raum

zwischen ihnen ausfüllt. Die Zellkerne haben sich mitotisch geteilt, und wahllos liegen die vielen kleinen Nukleoli im Plasma. Im Reifestadium des Pollens ist diese Erscheinung verschwunden, und das periplasmodiale Tapetum ist bis auf einige geringe Reste völlig resorbiert. Dreikernige Pollenkörner habe ich bei meinen Untersuchungen niemals angetroffen.



Aesculus hippocastanum × Pavia = rubicunda = carnea.

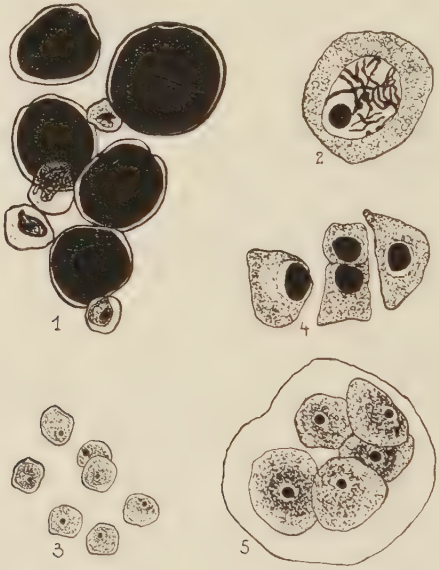
1. Tapetenzellen, frei ins Innere der Anthere hineinragend. — 2. Zweikerniges Pollenkorn. — 3. Zwergpollen mit und ohne Zellkern.

Die Entwicklung der weiblichen Haploidgeneration verläuft ohne Abweichungen vom Normaltypus der Aesculusarten. Die Bildung des mehrzelligen Archespors wechselt mit der des einzelligen ab. Zur Weiterbildung gelangt nach meinen Beobachtungen immer nur eine Archesporzelle. Die Embryosackmutterzelle liegt infolge der Bildung mehrerer Deckzellen tief im Nuzellus drinnen. Hier in diesem Stadium scheidet schon die größte Anzahl der Samenanlagen durch Degeneration aus. Die Zellkerne verlieren ihre regelmäßige Struktur, teilweise erscheinen sie hypertrophiert; das ringsherum liegende Nuzellusgewebe beginnt sich ebenfalls aufzulösen. Einige, wenige Samenanlagen bleiben auch weiterhin intakt, ich sah unter anderem den zweikernigen Embryosack und auch einzelne Elemente des reifen Embryosacks, doch waren immer schon entweder Antipoden oder Eiapparat oder gar die Polkerne in Degeneration begriffen bzw. fehlten vollständig. Die Stadien nach der Befruchtung sowie die Entwicklung des Endospermkerns oder die Teilung der Eizelle habe ich nicht beobachten können, da alle untersuchten Schnitte eine Degeneration aufwiesen. Eine Nachprüfung im Herbst ergab am ganzen Baum eine einzige Frucht.

Aesculus discolor = hybrida = octandra × Pavia.

Die jüngsten diesbezüglichen Stadien der männlichen Haploidgeneration zeigen uns wieder ein dicht mit sporogenem Gewebe angefülltes Anthereninnere, das sich durch die Regelmäßigkeit der Zellen, die gute Tingierbarkeit der Kerne und den großen Plasmareichtum aus dem übrigen Gewebe heraushebt. Die nun eintretende heterotypische Teilung der Pollenmutterzellen zeigt sehr schön die verschiedenen Zwischenstadien der beginnenden Prophase, wie das Leptonema-, Zygonema-, Pachynema- und Strepsinemastadium. So gibt die Abb. 2 ein Strepsinemastadium wieder. Hier beginnt schon wieder das schnellere Wachstum der Anthere, mit dem der Pollenmutterzellenkomplex nicht Schritt hält, und wodurch Zerreißung des sporogenen Gewebes eintritt. Die Kerne des Tapetums sind groß und gut gefärbt, in einer Zelle zumeist zwei. Die Tapetenzellen selbst sind lang und schmal und erstrecken sich einzeln und unabhängig voneinander ins Innere der Theka. Im Synapsisstadium, das an sich normal ist, finden wir die Pollenmutterzellen schon einzeln vor. Die Diakinese habe ich in meinen Schnitten nicht festhalten können, so daß ich die Haploidzahl nicht angeben kann, doch vermute ich, daß sie sich nicht von der Grundzahl zwanzig unterscheiden wird. Auch die homöotypischen Teilungen liegen nicht vor, doch lassen die nachfolgenden Tetradenstadien annehmen, daß zuweilen eine Absprengung von Chromosomen stattfindet, eine solche fünfzählige Tetrade ist in der Fig. 5 abgebildet. Die Tetraden bilden sich nach dem üblichen Furchungstypus und bleiben bis zu ihrer endgültigen Ausbildung im Verbande der Pollenmutterzelle. Danach löst sich die sie umgebende Membran auf, und die jungen Pollenkörner durchlaufen in normaler Weise das Faltungs- und Vakuolenstadium, um dann längere Zeit hindurch einkernig zu bleiben. Ist dann die Exine vollkommen ausgebildet, so daß man bei günstiger Lage die Austrittsstellen erkennen kann, so liegt auch schon das Zweikernstadium mit seinem großen vegetativen und dem kleinen linsenförmigen, an der Seite liegenden, generativen Kern vor. Neben Antheren mit normalem Pollen traf ich auch solche an, deren Inhalt zum weitaus größten Teil aus Zwergpollen bestand, siehe Abb. 3. Die Zwergpollen sind nur ein Viertel bis ein Fünftel so groß wie die normalen Pollen, meist war ein Kernkörperchen zu sehen, das in einer blaß gefärbten Plasmamasse lag. Die Fig. 1 zeigt das Verhältnis der blassen Zwergpollen zu den noch nicht vollständig ausdifferenzierten, fertilen Pollen. Die Gestalt der Zwergpollen weicht von der Kreisform mehr oder weniger ab. Auch hier lehrt wieder der Befund, daß solche Zwerg-

pollen, wie überhaupt Unregelmäßigkeiten dieser Art auf einzelne Antheren beschränkt bleiben. Hiermit ist die Entwicklung des Pollens abgeschlossen; ich habe es auch bei dieser Pflanze niemals zur Bildung der beiden Spermakerne im nicht keimenden Pollen kommen sehen. Das Tapetum, das sich im Beginn des Tetradenstadiums durch hypertrophierte Kerne auszeichnete, also schon zu degenerieren begann, ist nun völlig kollabiert, das spärliche Plasma füllt die schrumpfende Zelle nicht mehr aus, und zahlreiche Nukleoli liegen zerstreut umher. Irgendwelche Bilder, die auf eine Tendenz zur Plasmodiumbildung hinwiesen, wurden nicht gesehen.



Aesculus discolor = hybrida = octandra × Pavia.

1. Fertile Pollen neben Zwergpollen. — 2. Strepsinemastadium der Pollenmutterzelle. — 3. Zwergpollen. — 4. Vier Makrosporen, nicht in einer Reihe liegend. — 5. Fünfzählige Tetrade.

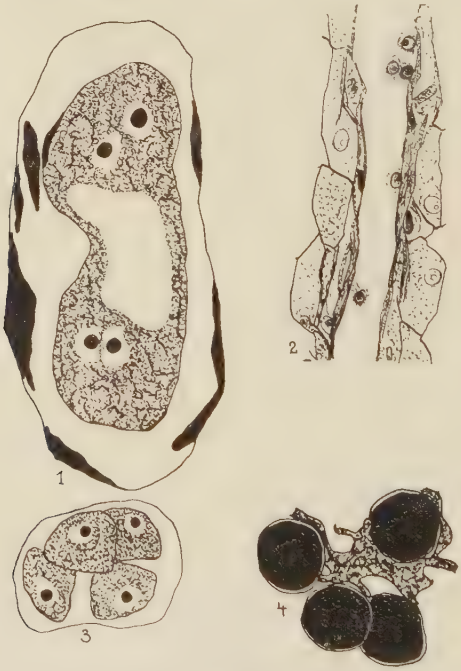
Auch die weibliche Generation dieser Pflanze entwickelt sich in Anlehnung an den Aesculustypus. Wir finden das einzellige neben dem mehrzelligen Archespor. Es kommt zur Bildung mehrerer — ungefähr fünf bis acht — Deckzellreihen, wodurch die Embryosackmutterzelle in die Nähe der Nuzellusmitte rückt. Wenn

wir das Synapsisstadium der Embryosackmutterzelle vor uns haben, die sich auch hier wieder durch ihre Größe von dem sie umgebenden somatischen Gewebe abhebt, so ragt der Nuzellushöcker noch halbkugelförmig aus den Ansatzstellen des noch einfachen Integuments hervor. Die größte Anzahl der durch Samenanlagen in diesem Entwicklungsstadium gemachten Schnitte zeigt die lang andauernde Synapsis. Nach einem normalen Verlauf der Reduktionsteilung liegt die Makrosporentetrade vor uns. Die Abb. 4 bringt eine solche Tetrade, bei der der sonst nicht übliche Fall vorkommt, daß die Makrosporen nicht in einer Reihe liegen; die beiden mittleren Tochterzellen liegen nebeneinander. Die chalazale Makrospore entwickelt sich zum Embryosack weiter, die andern drei degenerieren. Schließlich kommt es zur Teilung des primären Embryosackkerns. Jetzt ist die Embryosackhöhle schon relativ groß, und wir sehen hier, wie durch Auflösung der inneren Nuzelluszellen Platz für die Elemente des Embryosackes geschaffen wird. Die beginnende Degeneration macht sich kenntlich durch eine Hypertrophie der Zellen. Es setzt nun auch bei den meisten Samenanlagen wieder eine völlige Degeneration aller Elemente ein. Neben der Verkümmerung der Haploidgeneration geht eine solche der diploiden Gewebsschichten einher, so daß das ganze Innere des Nuzellus schließlich aus einem Konglomerat tiefschwarz gefärbter Zellen besteht, von denen man nicht mehr sagen kann, ob sie dem diploiden oder dem haploiden Gewebe angehören. Die allerwenigsten Samenanlagen entwickeln sich bis zum achtkernigen Embryosack, wo sie dann auch schließlich zugrunde gehen, so daß man in der großen Embryosackhöhle häufig nur noch auf die zwei gut erhaltenen Polkerne stößt. Wir haben auch hier wieder eine weitgehende Sterilität einer Aesculusart infolge von Bastardisierung vor uns. Die Befunde stimmen auch mit den morphologischen Ergebnissen überein, ich fand an einem großen stattlichen Baum, der eine Unzahl von Blüten getragen hatte, nach längerem Suchen zwei Früchte.

Aesculus hippocastanum.

Querschnitte durch ganz junge Antheren lassen eine sehr große Zahl von Pollenmutterzellen erkennen, die in regelmäßiger Anordnung dem Zellkomplex ein bienenwabenartiges Aussehen geben. Im synaptischen Stadium ist der Zellkern groß, gut gefärbt und hebt sich deutlich vom Zellplasma, das die junge Zelle noch vollständig ausfüllt, ab. Ebenfalls erhielt ich gute Bilder der einzelnen Zwischenstadien wie Leptonema, Strepsinema usw. Die Diakinese,

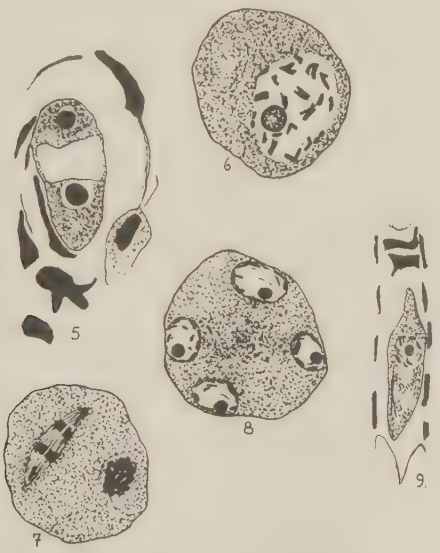
die in der Abb. 6 zu sehen ist, ergab nach der Durchzählung einer ganzen Reihe von Pollenmutterzellen wieder die Grundzahl zwanzig, ein Ergebnis, das mit der Zählung von Hoar übereinstimmt. Die nun folgenden Stadien weichen von denen der vorher behandelten regelmäßigen Arten in nichts ab. Nach relativ kurzer Diakinese sammeln sich die Chromosmen an der Äquatorialplatte zur Metaphase, um dann über die Anaphase und Telophase die beiden Tochterkerne zu bilden, siehe Abb. 7, die aber nicht zur Ruhe kommen, sondern ihrerseits die homöotypische Teilung in ganz normaler Weise durchführen. Ich habe in diesen Stadien eine Absprengung von Chromosomen nicht bemerken können. Auch die Ausbildung des Tapetums zeigt keinerlei Abweichung vom Normaltypus, es erreicht durch gewöhnliche Mitose die Vierzahl seiner Kerne in den einzelnen Zeilen. Sind nun nach Beendigung der zweiten Teilung vier Kerne in der Pollenmutterzelle entstanden, nach Art der Fig. 8, so tritt in der für die Gattung Aesculus typischen Weise nach dem Furchungstypus die Wandbildung



Aesculus hippocastanum.

1. Vierkerniger Embryosack. — 2. Wenigkerniger Wandbelag des nukleären Endosperms. — 3. Vier Mikrosporen. — 4. Periplasmodium.

zwischen den Kernen ein. Die Fig. 3 zeigt die übliche Anzahl von vier Mikrosporen in einer Pollenmutterzelle. Abweichungen hiervon wurden nicht beobachtet. Die Pollenmutterzelle verschleimt und die jungen Pollen, nun frei geworden, runden sich nach dem Faltungsstadium und dem Vakuolenstadium ab und nehmen ihre definitive Form an. Während dieser Zeit haben sich die Kerne der Tapetenzellen in zahlreiche kleine Nukleoli aufgeteilt, die gleichmäßig im Plasma liegen. Die Tapetenzelle selbst hat sich lang dem Inneren der Anthere zu gestreckt. Ich sah, wie aus Abb. 4 hervorgeht, ein Tapetum, das teilweise zwischen den jungen Pollenkörnern lag und sich eng an diese anlegte, so daß man wohl mit Recht von einem Periplasmodium sprechen kann. Ähnliche Beobachtungen machte Hoar bei A. hippocastanum var. Baumannii, wo er allerdings ein Periplasmodium in einer Anthere mit sterilen Pollen sah. Schließlich finden wie bei der Reife der Pollenkörner kein Tapetum mehr, sondern höchstens nur noch ganz unwesentliche Reste desselben vor. Der fertig ausgebildete Pollen zeigt in seinem Innern zwei Kerne, den großen vegetativen und den kleinen generativen Kern. Zur Ausbildung eines dreikernigen Pollens sah ich es niemals kommen.



Aesculus hippocastanum.

5. Zweikerniger Embryosack. — 6. Diakinese der Pollenmutterzelle. — 7. Homöotypische Teilung der Pollenmutterzelle, die eine Spindel längs, die andere quer geschnitten. — 8. Die vier Tetradenkerne in der Pollenmutterzelle. — 9. Chalazale Makrospore, die drei übrigen degenerieren.

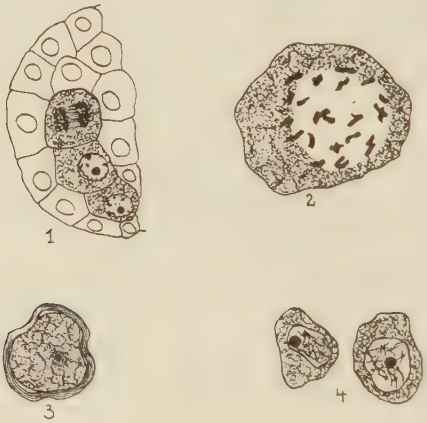
Das Archespor des weiblichen Haplonten ist zum Teil einzellig, zum Teil mehrzellig. Die Embryosackmutterzelle liegt ebenfalls infolge der Anlage von mehreren Deckzellen ziemlich weit im Nuzellus drinnen. In der großen Embryosackmutterzelle liegt ein Kern mit ebenfalls großem, gut tingierbarem Nukleolus. Das Integument, das erst einfach war, zeigt im Stadium der Makrosporentetrade eine Differenzierung in inneres und äußeres, jedoch überwölbt es die Nuzellusspitze noch nicht. Von den vier Makrosporen sah ich stets die drei mikropylaren zugrunde gehen, während die chalazale zum Embryosack wird, wie aus der Fig. 9 zu ersehen ist. Abb. 5 zeigt uns den zweikernigen Embryosack, an der Mikropyle liegen noch Reste der obliterierten übrigen drei Makrosporen. Daneben sehen wir rechts und links an den Wänden schon in Auflösung begriffene Nuzelluszellen. Durch Teilung der beiden Tochterkerne des primären Embryosackkerns wird der Embryosack vierkernig, und zwar liegen je zwei Kerne im Mikropylarteil und im Chalazalteil, zwischen den beiden Kernpaaren liegt eine große Vakuole, wie die Fig. 1 wiedergibt. Die Lage im vierkernigen Embryosack ist also durchaus normal. Auch im achtkernigen Embryosack treffen wir keine Unregelmäßigkeiten an. Sowohl Eiapparat wie auch die kurzlebigen Antipoden unterscheiden sich nicht von denen vorhergehender Pflanzen. Gut ausgebildet sind ebenfalls wieder die beiden Polkerne, die noch vor der Befruchtung verschmelzen. Der reife Embryosack selbst fällt wieder durch seine bedeutende Länge auf, das Verhältnis von Breite und Länge ist ungefähr eins zu zehn. Obgleich der Mikropylarteil des Embryosackes, wie oben erwähnt, ziemlich tief im Nuzellusgewebe liegt, besitzt der Embryosack trotzdem diese beträchtliche Länge und ragt demgemäß tief in den chalazalen Teil der Samenanlage hinein, der seinerseits jetzt die Hauptwachstumszone bildet, während der mikropylare Teil des Nuzellus sich wenig vergrößert, indem er sich ein Stück zwischen die ihn bedeckenden Integumente schiebt. Die Befruchtung selbst habe ich nicht beobachten können, doch beginnt bald nach der Kopulation des einen Spermakerns mit dem diploiden Polkern das Kopulationsprodukt sich zu teilen und mehrere freie Endospermkerne zu bilden, die alle am Rande der Embryosackhöhle liegen. Die Abb. 2 zeigt einen Auschnitt aus der Embryosackhöhle mit einigen Endospermkernen, zwei davon gerade kurz nach der Teilung. Wir haben hier also ein nukleäres Endosperm vor uns, eine Feststellung, die seinerzeit schon Guérin gemacht hat. Die wenigen angelegten Endospermkerne pflegen aber bald zu verschwinden und zusammen mit den Innnenwandzellen des Nuzellus zu degenerieren und dem zukünftigen Embryo Platz

zu machen. Dieser spärliche Ausbildung des Endosperms läßt darauf schließen, daß diesem bei Aesculus keine ernährungsphysiologische Bedeutung zukommt. Die Ernährung des jungen Embryo übernimmt vielmehr der mächtig heranwachsende chalazale Teil der Samenanlage, der reichlich mit Leitbündeln versehen ist. Wenn dann das Endosperm schon lange zugrunde gegangen ist, treten in der befruchteten Eizelle erst die ersten Teilungsschritte ein und führen so zu einem kleinen, kugligen Proembryo, der schnell heranwächst und schließlich den Nuzellus vollständig resorbiert, so daß der reife Samen nährgewebelos ist.

Aesculus parviflora.

Als letzte Pflanze untersuchte ich noch A. parviflora, die mehr strauchartig als baumartig zuweilen bei uns kultiviert wird. Die Blütezeit dieser Art fällt im Gegensatz zu den übrigen, die alle im Frühjahr blühen, in den Sommer, und zwar in die Monate Juli und August. Meine zytologischen Untersuchungen ergaben im wesentlichen Ergebnisse, die denen der anderen Aesculusarten gleich waren. Das Synapsisstadium der Pollenmutterzellen, die in reichlicher Menge in den Antheren vorhanden waren, zeigten das übliche Bild. Die Pollenmutterzellen lagen zumeist infolge des beschleunigten Wachstums der Anthere einzeln, die Kernkörperchen waren groß und gut gefärbt im Gegensatz zu denen im somatischen Gewebe. Die Fig. 4 gibt das Leptonemastadium zweier Pollenmutterzellen wieder, man sieht deutlich die feinen Fäden zu Beginn der Prophase. Das Tapetum, das durch die sehr umfangreichen Nuklei und ihre Fähigkeit, große Mengen Farbstoff zu speichern, sogleich deutlich zu erkennen ist, befindet sich während der Synapsis im Zweikernstadium. Die Tapetenzellen selbst liegen einzeln, enthalten reichliches Plasma und ragen in den Thekenraum zungenförmig hinein. Eine Zählung der Chromosomen im Diakinesestadium ergab die Grundzahl zwanzig. Die Abb. 2 veranschaulicht eine solche Diakinese. Die folgenden Stadien ließen in der hetero- und homöotypischen Teilung nichts erkennen, was auf eine Abweichung vom normalen Teilungstypus hindeutete, wobei mir allerdings in diesen Stadien kein allzu reichliches Material vorlag. Allein die Endstadien der Entwicklung gestatteten keinerlei Rückschlüsse auf etwaige Unregelmäßigkeiten. Das Tapetum, jetzt auf der Höhe seiner Ausbildung, ist vierkernig. Schließlich führt die Entwicklung über das Tetradenstadium, das Faltungs- und Vakuolenstadium zu durchaus normalen Pollenkörnern, wie die Fig. 3 ein solches noch einkernig bringt. Wir sehen hier deutlich

die Austrittsstellen für den Pollenschlauch und die dicke vielamellige Exine. Das Endstadium ist dann wieder der zweikernige Pollen; darüber hinaus habe ich eine Weiterentwicklung zum dreikernigen Pollen nicht beobachtet. Die Pollenkörner waren alle sehr regelmäßig, Unterschiede in bezug auf die Größe der Zelle, des Zellkerns oder des Plasmareichtums habe ich nicht feststellen können, auch waren nirgends desorganisierte Pollenkörner oder gar Zwergpollen anzutreffen, so daß also eine durchaus normale Ausbildung der männlichen Haploidgeneration vorliegt. Vom Tapetum sind natürlich nur noch ganz vereinzelte Reste vorzufinden. Für eine Periplasmodiumbildung zeigen sich keinerlei Andeutungen.



Aesculus parviflora.
1. Mehrzelliges Archespor. — 2. Diakinese der Pollenmutterzelle. — 3. Einkerniges Pollenkorn. — 4. Leptonemastadium zweier Pollenmutterzellen.

Während die Entwicklung der männlichen Generation dieser Pflanze als Normaltypus für die Gattung gelten kann, liegen die Dinge beim weiblichen Haplonten insofern anders, als die Entwicklung frühzeitig abgebrochen wird. Zu Beginn entwickelt sich in üblicher Weise wieder entweder ein ein- oder ein mehrzelliges Archespor. Die Bildung eines mehrzelligen gibt die Fig. 1 wieder. Wir sehen dort, daß sich drei subepidermale Zellen durch ihre Größe hervorheben, die eine davon ist bereits in Teilung gegangen, um nach außen die Deckzelle, nach innen die Embryosackmutterzelle abzugeben. Die vier Makrosporen werden noch gebildet, dann aber setzt eine Degeneration der ganzen Samenanlage ein, die sich

von innen nach außen fortsetzt. Ich erhielt im folgenden nur Schnitte, die die Samenanlage in Auflösung zeigten; das Nuzellusinnere war schon völlig resorbiert, und welke Zellen umschlossen einen Hohlraum, in dem ich in keinem Fall irgendwelche haploiden Elemente vorfinden konnte, so daß ich nicht sagen kann, ob es nur zur Bildung der vier Makrosporen oder noch zur Bildung des acht- oder mindestens des vierkernigen Embryosackes kommt. Ich möchte das letztere im Hinblick auf die immerhin schon ganz beträchtliche Größe der degenerierenden Samenanlagen annehmen. Die exomorphe Nachprüfung ergab auch auf den beiden im Botanischen Garten stehenden Sträuchern in keinem Falle eine einzige Frucht. Die Blütenstände fielen nach dem Verblühen vollständig ab. Ob diese Degeneration nun eine Folge der Kultivierung oder der veränderten klimatischen Verhältnisse ist — Aesculus parviflora stammt aus den südöstlichen Vereinigten Staaten —, oder ob auch die dortigen Pflanzen vielleicht infolge einer noch unbekannten Bastardierung, wogegen allerdings die zytologischen Ergebnisse der männlichen Haploidgeneration sprechen, Degenerationserscheinungen aufweisen, kann ich nicht entscheiden.

Zusammenfassung.

Zusammenfassend ist über die acht untersuchten Arten von Aesculus Folgendes zu sagen: Die geräumigen Theken der Antheren besitzen eine außerordentlich große Zahl fertiler Zellen. Durchschnittlich betrug die Anzahl der Pollenmutterzellen auf einem einzigen Querschnitt dreißig bis vierzig. In den präsynaptischen und synaptischen Stadien treffen wir alle Pollenmutterzellen in einer Anthere auf demselben Entwicklungsstadium an. Doch machen sich nachher zeitliche Differenzen in der Entwicklung bemerkbar. Auch kommt es zu Zerreißungen des fertilen Gewebes, ein Vorgang, der, wie schon vorher erwähnt, durch das schnellere Wachstum des peripheren, sterilen Gewebes bedingt ist. Nach einer durchaus normal verlaufenden Synapsis und Diakinese — während der durchweg zwanzig Chromosomen gezählt wurden, abgesehen von den Beobachtungen von Hoar und Skovsted, die bei Aesculus rubicunda vierzig Chromosomen gezählt haben — kommt es bei einzelnen Arten zu typischen Bastarderscheinungen, indem z. B. bei A. discolor × octandra, A. octandra, A. rubicunda und A. discolor in der Metaphase der heterotypischen Teilung nicht alle Chromosomen in den Zug zur Kernplatte hin mit einbezogen werden, sondern einzelne zurückbleiben und sogar, wie Hoar einmal beschreibt, eine eigene Spindel bilden können. Diese Abweichung vom Normaltypus wiederholt sich auch in der homöotypischen Teilung. So kommt es, daß die Vierzahl der Tochterkerne bei der Reduktionsteilung der Pollenmutterzelle Schwankungen unterliegt und wir fünf, sechs und mehr Kerne in der Tetrade antreffen, die außerdem durch Größenunterschiede schon voraussehen lassen, welche Pollen steril sind. Die Zellteilung innerhalb der Tetrade geht nach dem nukleären Furchungstypus vor sich. Haben sich die vier jungen Pollen innerhalb des Raumes der ehemaligen Pollenmutterzelle gänzlich abgeteilt, so tritt nach einiger Zeit eine Verquellung der sie umgebenden alten Zellwand ein, die Wandung löst sich auf und die Pollenkörner werden frei. Die Pollen sind jetzt einkernig und durchlaufen in üblicher Weise das Faltungs- und Vakuolenstadium. Nur bei A. rubicunda sah ich in diesem Stadium Pollenkörner, die schon zweikernig waren. Bei den übrigen Arten trat scheinbar, wenn der Pollen auch schon seine definitive, rundliche Form angenommen hatte, eine längere Ruhepause ein, ehe sich der primäre Pollenkern zur Teilung in vegetativen und generativen Kern anschickte. Das

Endstadium der Pollenentwicklung vor seiner Keimung bildete stets das zweikernige Pollenkorn. Zeitlich mit der Entwicklung des Pollens parallellaufend finden wir das Tapetum als ringförmige, fest um das fertile Gewebe herumlaufende Zellreihe, deren Zellen meist schon in den Frühstadien der Synapsis zweikernig sind, ohne daß nachher zwischen den Kernen eine Wandbildung erfolgt. In späteren Stadien sind die Tapetenzellen vierkernig. Im allgemeinen beginnt zu dieser Zeit, da die jungen Pollenkörner aus dem Tetradenverbande entlassen werden, eine Desorganisation der Tapetenzellen; die Zellwände verschleimen, die Kerne erscheinen hypertrophiert, das Tapetum löst sich in einzelne Gewebefetzen auf, und zuletzt bleiben noch die stark vergrößerten Kerne übrig, deren Umrisse auch bald zu verschwimmen beginnen. Schließlich ist zur Zeit des reifen Pollens vom Tapetum keine Spur mehr zu sehen. Dieser normale Entwicklungsgang wird bei einigen Arten unterbrochen. So finden wir bei A. rubicunda und A. hippocastanum zur angegebenen Zeit keinen Zerfall des Tapetums, sondern wir sehen, daß die Tapetenzellen an verschiedenen Stellen ihre Zwischenwände auflösen und fusionieren; diese Fusionsnester erfahren eine Streckung zum Mittelpunkte der Anthere hin, so daß sie wie Zungen amöboidartig dem Innern der Theka zuzustreben scheinen. Die Zellkerne haben sich währenddessen in viele kleine Nukleoli aufgelöst. Das Tapetum umschlingt dabei die einzelnen Pollenkörner und legt sich fest an sie an, und wir sehen, daß teilweise die Zwischenräume zwischen den Pollen mit diesem Periplasmodium angefüllt sind. Wir haben es bei den beiden oben erwähnten Arten mit einem echten Periplasmodium zu tun. Bei A. discolor × octandra und A. glabra war zwar eine enge Anlagerung des Tapetums an den Pollen nicht so augenscheinlich, doch lassen verschiedene Bilder auf eine Tendenz zur Periplasmodiumbildung bei diesen Pflanzen schließen. Endlich wird dieses periplasmodiale Tapetum von dem Pollen resorbiert, so daß wir bei pollenreifen Antheren von einem Tapetum nichts mehr vorfinden. Bei den Hybriden treffen wir neben den befruchtungsfähigen Pollen auch sterile Zwergpollen an, die dann immer auf einige Antheren beschränkt bleiben. Diese Zwergpollen sind nur ein Viertel bis ein Fünftel so groß wie die fertigen Pollen, sehr plasmaarm und zumeist fehlt ihnen der Zellkern.

Die Samenanlage der Hippocastanaceen ist krassinuzellat und besitzt zwei Integumente. Etwas später als in der männlichen Generation beginnt sich das weibliche Gewebe zu differenzieren, indem sich eine subepidermale Zelle, die Archesporzelle, an der Kalotte des Nuzellarhöckers, der noch nicht von Integumenten um-

geben ist, periklin zu teilen beginnt. Es wird nach außen hin eine Deckzelle gebildet und innen entsteht die Embryosackmutterzelle, die an Größe ihre Nachbarzellen überragt und deren großer Nukleus sofort ins Auge fällt. Unterdessen hat sich die Deckzelle wiederholt geteilt, so daß eine ganze Reihe Zellen, es können bis zu acht werden, zwischen Epidermis und Embryosackmutterzelle liegen. Auf diese Weise wird die Mutterzelle tief ins Innere des Nuzellus geschoben, ein Bild, das wir bei allen krassinuzellaten Samenanlagen treffen. Während dieser Entwicklung wölbt sich von beiden Seiten her das tegminale Gewebe um den Nuzellus und differenziert sich bald darauf in inneres und äußeres Integument. Neben der Ausbildung einer Archesporzelle treffen wir bei Aesculus auch häufig ein mehrzelliges Archespor an, das durch Querteilung meist zweier oder dreier subepidermaler Zellen seinen Anfang nimmt. Häufig teilen sich die dabei entstehenden Schichtzellen nicht gleichmäßig oft, so daß die späteren Embryosackmutterzellen durchaus nicht im Nuzellus nebeneinander zu liegen brauchen. Meist zwingen aber dann die Raumverhältnisse im Nuzellus die überzähligen Archesporzellen zur Verkümmerung und es bleibt nur eine Zelle intakt. Hingegen habe ich auch einmal zwei zweikernige Embryosäcke in einem Nuzellus nebeneinander angetroffen. Von hier ab scheint allerdings der eine von beiden im Kampfe um seine Weiterentwicklung dann völlig zu unterliegen, denn ich habe niemals zwei reife Embryosäcke im Nuzellus gefunden. Die zur Weiterbildung befähigte Embryosackmutterzelle führt nun analog der Pollenmutterzelle eine Reduktionsteilung aus. Bei der ersten heterotypischen Teilung entstehen zwei Tochterkerne, und zwischen beiden tritt Zellwandbildung ein. Die zweite, die homöotypische Teilung, führt dann nochmals zu zwei neuen Kernen, zwischen denen ebenfalls eine Zellwand angelegt wird. Die vier Tochterkerne liegen im allgemeinen in radialer Anordnung, doch liegen ausnahmsweise auch einmal zwei Tochterkerne nebeneinander. Von den vier Makrosporen degenerieren die drei äußeren bald, während die chalazale sich vergrößert und bald den durch die Kollabierung der drei anderen frei gewordenen Raum einnimmt. Jetzt haben wir den einkernigen Embryosack vor uns, erkenntlich an seiner Größe, seinem Plasmareichtum, dem großen, gut gefärbten Kern und vor allem an den Makrosporenresten, die meist noch am Scheitel der Embryosackhöhle liegen. Zu gleicher Zeit beginnen auch die den Embryosack begrenzenden Nuzelluszellen zu degenerieren. Bei sehr zahlreichen Samenanlagen tritt überhaupt ein völliger Stillstand der Entwicklung ein. Eine gänzliche Degeneration des weiblichen Haplonten tritt bei A. rubicunda,

A. discolor und A. parviflora ein, eine weitgehende Sterilität der Samenanlagen finden wir bei A. discolor · octandra und A. octandra. Die Weiterentwicklung verläuft nun in der Weise, daß sich die Embryosackmutterzelle teilt und wir zwei Kerne erhalten, von denen sich jeder wiederum teilt, so daß wir den vierkernigen Embryosack vor uns haben, der so angeordnet ist, daß in den Plasmaschlauchverdickungen am Mikropylende und am Chalazaende je zwei Kerne liegen; zwischen den Kernpaaren liegt eine große Vakuole. Durch eine letzte Teilung der vier Kerne entsteht dann der achtkernige Embryosack, wir haben also den Normaltypus der Embryosackbildung der Dikotyledonen vor uns. Die Gestalt des Embryosacks ist halbmondförmig gekrümmt, diese Krümmung nimmt mit zunehmender Reife des Sackes noch zu. Im Reifestadium zeigt er sehr oft eine sehr bedeutende Länge, die acht Kerne sind in normaler Weise angeordnet. Nach der Mikropyle hin liegt der Eikern, ein wenig größer als die beiden seitlich mehr nach der Mitte zu liegenden Synergiden. Bei allen drei Kernen sind die Vakuolen äußerst klein, so daß sie oft nicht zu erkennen sind. Auf den Eiapparat folgen im Zentrum des Embryosackes die je nach der Reife mehr oder weniger weit auseinanderliegenden Polkerne, die durch ihre besonders großen, gut tingierbaren Kerne auffallen. Der Weg, den sie zu ihrer Verschmelzung nehmen, führt immer an der Innenkrümmung der Embryosackhöhle entlang. Schon vor der Befruchtung vereinigen sich die Polkerne. Ihr Verschmelzungsprodukt ist ein riesiger Nukleus und dieser ist es auch, der bei einer eintretenden Degeneration einer solchen am längsten Widerstand leistet. Schon im Stadium des einkernigen Embryosackes tritt bei allen Samenanlagen eine Degeneration der innersten, den Embryosack begrenzenden Nuzelluszellen ein, so daß ein großer Hohlraum in der Mitte der Samenanlage zu finden ist. Die Antipoden sind klein und unscheinbar, sie liegen zum Teil im Nuzellusgewebe eingesenkt, so daß sie oft schlecht zu erkennen sind, sie degenerieren frühzeitig. Nach erfolgter Befruchtung tritt, noch bevor die Eizelle sich teilt, eine wiederholte Teilung des Endospermkerns ein, die zu einem wenigkernigen Endosperm führt, dessen Nuklei ohne Zwischenwände frei am Rande der Embryosackhöhle liegen. Diese wenigen Kerne des nukleären Endosperms gehen aber bald zusammen mit den sie begrenzenden Nuzelluszellen zugrunde und sind, wenn der Embryo in die große Höhle hineinwächst, nicht mehr vorhanden. Dies Verhalten führt zu einem mit großem Embryo versehenen nährgewebslosen Samen.

Zum Abschluß bringe ich noch einmal die Ergebnisse in kurzer tabellarischer Übersicht:

Zusammenfassung
der zytologischen Untersuchungsergebnisse:

1. Die Haploidzahl der Gattung Aesculus beträgt in der Mehrzahl der Fälle zwanzig, bei Aesculus rubicunda finden wir die Zahl vierzig.
2. Die Tetradenbildung erfolgt durchweg nach dem Furchungstypus, den man nach Schürhoff als Unterabteilung des simultanen bzw. sukzedanen Typus aufzufassen hat.
3. Die Vierzahl der Tetrade ist nicht immer konstant, Abweichungen finden wir bei A. discolor × octandra, A. rubicunda, A. discolor oder hybrida (octandra × Pavia), also bei Bastarden.
4. Desgleichen kommen bei eben genannten Arten morphologisch sterile Zwergpollen vor.
5. Die reifen fertilen Pollen sind stets zweikernig.
6. Ein Periplasmodium finden wir bei A. hippocastanum und A. rubicunda, diesbezügliche Tendenzen bei A. discolor × octandra und A. glabra.
7. Die Samenanlage von Aesculus gehört dem krassinuzellaten Typ an,
8. sie besitzt zwei Integumente.
9. Wir finden sowohl ein einzelliges wie auch ein mehrzelliges Archespor.
10. Es wird eine Deckzelle abgegeben, die sich späterhin noch mehrmals teilt.
11. Der Embryosack entsteht stets monosporisch, und zwar aus der chalazalen Makrospore.
12. Der stark gekrümmte Embryosack ist achtkernig, folgt also dem Normalfall der Dikotyledonen.
13. Die Polkerne verschmelzen schon vor der Befruchtung.
14. Es findet sehr häufig eine Degeneration des weiblichen Haplonten insbesondere bei den Bastarden statt.
15. Es wird ein wenigkerniges nukleäres Endosperm gebildet, das aber rasch einem serösen Hohlraum und dem dahinein wachsenden Embryo Platz macht.
16. Die Bildung eines Basalapparates oder von Haustorien wurde nicht beobachtet.

Systematische Auswertung.

Unterziehen wir diese zytologischen Ergebnisse nun einmal einer Betrachtung hinsichtlich der Verwertbarkeit ihrer Merkmale für verwandtschaftliche Beziehungen, so werden wir neben progressiven Entwicklungsvorgängen auch solche von primitivem Charakter vorfinden. Die Haploidzahl eignet sich wohl kaum zur vergleichenden Charakterisierung mehr oder weniger weit verwandter Pflanzengruppen. Ebenso ist die Zellwandbildung nach dem Furchungstypus zu weit unter den Dikotyledonen verbreitet, um noch innerhalb dieser aussondernd zu wirken. Die Inkonstanz der Tetradenvierzahl ist entweder eine Folge innerer Ursachen, und zwar der Bastardierung, oder, wie auch immer wieder von Autoren betont wird, äußerer Anlässe, so z. B. plötzlicher Temperaturschwankungen, und scheidet somit aus dieser Betrachtung ebenfalls aus. Dagegen läßt sich die Zweikernigkeit des reifen Pollens sehr gut systematisch verwenden. Diese ist im Gegensatz zu dem dreikernigen Pollen primitiv. Mit der Dreikernigkeit läuft gewöhnlich auch das Vorhandensein eines Periplasmodiums einher. Bei Aesculus finden wir zwar teilweise ein solches, jedoch die damit meistens verbundene Progression vom zwei- zum dreikernigen Pollen fehlt hier. Diese Erscheinung und das erst teilweise Auftreten eines Periplasmodiums lassen darauf schließen, daß diese Progression erst in jüngster Zeit erworben wurde. Ein gutes systematisches Unterscheidungsmerkmal ist ferner der Typ der krassinuzellaten und der tenuinuzellaten Samenanlage, erstere meist mit zwei Integumenten und einem nukleären Endosperm, letztere mit einem Integument und vielfach zellulärem Endosperm. An und für sich gilt das nukleäre Endosperm als das weiter entwickelte, und wir finden es meist in krassinuzellaten Samenanlagen. Ein derartiger Typus liegt bei Aesculus vor. Doch muß man sich den tenuinuzellaten Typus mit dem zellulären Endosperm, der sich zur besseren Ernährung seines Embryos Haustorien oder Antipodenvermehrung geschaffen hat, ebenfalls als eine progressive Spezialisierung vorstellen. Weiter kommen wir zur Ausbildung eines ein- oder mehrzelligen Archespors, wobei es klar auf der Hand liegt, daß die Pflanze mit dem einzelligen Archespor bei weniger Arbeitsleistung ebendasselbe erreicht, also progressiv ist. Bei Aesculus finden wir beide Arten des Archespors vor, wobei natürlich immer nur eine Archesporzelle zur endgültigen Entwicklung gelangt. Daß ferner eine Deckzelle, die sich noch des öfteren teilt, abgegeben wird, kann wieder als ein primitives Verhalten angesehen werden. Die Entstehung des Embryosackes aus einer, und zwar der chalazalen Makrospore und die

normale Weiterbildung bis zum achtkernigen Embryosack, wie wir dies bei den Hippocastanaceen vorfinden, ist für den Systematiker ebenfalls von nicht allzu großer Bedeutung, da dieser Typ unter den Dikotyledonen der weitaus verbreitetste ist. Doch sieht man auch hier ein ursprünglicheres Verhalten dem Embryosacktypus gegenüber, der auf pleiosporischem Wege oder aus der mikropylaren Makrospore entstanden ist. Dies wären im großen und ganzen die Merkmale, die für eine systematische Betrachtung von seiten der Zytologie aus verwertbar sind. Dann möchte ich ferner noch das Vorhandensein oder Fehlen des Nährgewebes im reifen Samen als Kriterium heranziehen, obwohl es im eigentlichen Sinne kein zytologisches Merkmal mehr darstellt.

Vergleichen wir diese Charakteristika mit den Merkmalen der Haploidgeneration der übrigen Sapindales, soweit sie schon vorliegen! Ich halte mich hierbei an die Anordnung, wie sie Engler in seinem „Syllabus" (2) und desgleichen Schürhoff in seiner „Zytologie der Blütenpflanzen" (18) bringt. Unter Zugrundelegung der Hauptcharakteristika der Sapindales kann man folgende Merkmale als für diese Reihe typisch ansehen: die Samenanlagen sind krassinuzellat, besitzen in der Regel zwei Integumente und die chalazale Makrospore entwickelt sich weiter. Es werden durchweg Deckzellen gebildet, der Embryosack entwickelt sich nach dem Normaltypus. Wir finden ein nukleäres Endosperm vor. Der reife Samen ist meistens nährgewebelos, das bedeutet also frühzeitige Resorption des nukleären Endosperms.

Die Familie der Buxaceen ist gekennzeichnet durch die Zweizahl der Integumente, die Bildung mächtiger Deckzellenkomplexe und die Anlage einer einzigen Archesporzelle. Die Samenanlage ist krassinuzellat. Nach Samuelsson (15) ist das Endosperm zellulär, und zwar entstanden durch sukzessive Zellwandbildung. Im reifen Samen ist Nährgewebe vorhanden. Wir sehen hier also wesentliche Abweichungen vom Sapindalestyp. Besonders augenfällig ist die sukzessive Zellwandbildung im Endosperm, die wir nur noch bei den Empetraceen und den Aquifoliaceen, ferner in der Parallelreihe der Geraniales bei den Callitrichaceen finden.

Die Familie der Empetraceen ist den Untersuchungen Samuelssons und einiger anderer Autoren zufolge aus dieser Reihe zu streichen. Samuelsson (15) kommt bei der Betrachtung der Samenanlage zu dem Schluß, daß diese mit der Sapindales in keiner Weise übereinstimmt, jedoch völlig konform mit denen der Bicornesreihe geht. Es heißt dort: „— Die Entwicklungsgeschichte ist in allen wesentlichen Punkten dieselbe. Das Endosperm wird zellulär gebildet und ebenso wie bei Buxus durch sukzessive Wand-

bildung. Hierin gleicht Empetrum vollständig der Endospermentwicklung von Arctostaphylos oder Vaccinium. Auch hinsichtlich des Blütenbaues gibt es zwischen den Ericales und Empetrum keine Unterschiede. —" Dann führt der Verfasser noch das verwandtschaftliche Verhältnis von auf Empetrum und den Bicornes lebenden Pilzen zum Beweis für die Zugehörigkeit zu den Ericales an. Zytologische Abweichungen wären dann noch die unitegmische, tenuinuzellate Samenanlage und das Fehlen der Deckzelle. Desgleichen finden wir ein den Sapindales fehlendes chalazales und mikropylares Haustorium. Die Polkerne verschmelzen sehr frühzeitig und der Pollen ist stets zweikernig. Schürhoff (18) tritt auf Grund obengenannter Tatsachen ebenfalls für eine Angliederung an die Ericales ein.

Die Familie der Coriariaceen bietet in zytologischer Hinsicht noch kein vollständiges Bild. Doch lassen sich immerhin schon einige Angaben machen. Die tenuinuzellate Samenanlage besitzt zwei Integumente, die Embryosackentwicklung ist normal. Das Archespor ist einzellig, es wird eine Deckzelle abgegeben. Abweichend ist, daß die Polkerne erst nach der Befruchtung verschmelzen, wie Grimm (5) angibt. Der reife Samen enthält entgegen den Sapindales ein allerdings sehr dünnes Nährgewebe. Man vermutet, daß Chalazogamie stattfindet.

Die Familie der Limnanthaceen, die des näheren von Stenar (23) untersucht worden ist, weist bedeutende Abweichungen vom Sapindalestyp auf. Die Samenanlage ist tenuinuzellat, hat ein Integument und bildet mehrere Archesporzellen aus, ohne jedoch eine Schichtzelle abzugeben; die Familie dürfte daher mehr den Sympetalen zuzurechnen sein. Und zwar tritt Stenar für eine Zugehörigkeit zu den Sapotaceen ein. Im Nuzellus finden wir nur eine Makrospore. Die Entwicklung des Embryosackes geht nach dem Liliumtypus vor sich. Der Embryo besitzt einen langen Suspensor, trotzdem das Endosperm nukleär ist und bleibt. Das reife Pollenkorn ist zweikernig. Die beschriebenen Merkmale zeigen, daß die Limnanthaceen vom Standpunkt der Zytologie aus nicht zu den Sapindales zu rechnen sind.

Die Familie der Anacardiaceen zeigt dagegen eine starke Anlehnung an den Typus ihrer Reihe. Die Pollenentwicklung ist nach Grimm (5) normal, doch erwähnt er nicht, ob der reife Pollen zwei- oder dreikernig ist. Die Samenanlage, die zwei Integumente besitzt, ist krassinuzellat. Es wird eine Archesporzelle gebildet, die eine Deckzelle abgibt. Die chalazale Makrospore wird in normaler Weise zum achtkernigen Embryosack. Nach Grimm, der Rhus untersucht hat, findet Chalazogamie statt. Strasburger

(24) bestätigt ältere Angaben über Polyembryonie. Das Endesperm ist nukleär, und im reifen Samen finden wir kein Nährgewebe.

Die Familie der Aquifoliaceen, die von Schürhoff an Ilex aquifolium untersucht worden ist, kann auf Grund der zytologischen Merkmale keineswegs zu den Sapindales gezählt werden. Das einfache Integument der krassinuzellaten Samenanlage, das sukzessiv gebildete, zelluläre Endosperm und das Vorhandensein eines Nährgewebes sind nicht unwesentliche Unterschiede. Die Pollenentwicklung ist normal, der reife Pollen zweikernig. Desgleichen ist die Entwicklung des Embryosackes, die mit der Anlage einer Archesporzelle und der Bildung einer Schichtzelle beginnt, durchaus regelmäßig.

Die Familie der Celastraceen, zytologisch ebenfalls noch unvollständig bekannt, besitzt nach Hofmeister (8) eine kugelige, anatrope, krassinuzellate Samenanlage mit zwei Integumenten. Der Verfasser berichtet über Polyembryonie und Nuzellarembryonie, desgleichen Strasburger (24). Jönsson (10) schildert die typische Entwicklung des Embryosackes aus der innersten Makrospore. Seine Figurenerklärung läßt vermuten, daß keine Deckzelle gebildet wird. Über die Entwicklung des Pollens ist nichts bekannt. Das Endosperm ist nukleär. Die Samen enthalten zum Teil Nährgewebe, zum Teil fehlt es ihnen.

Über die Familie der Salvadoraceen liegen leider noch keine zytologischen Untersuchungen vor. Man weiß nur, daß die Samenanlage zwei Integumente besitzt, und der reife Samen ohne Nährgewebe ist.

Die Familie der Stackhousiaceen hat Billings (1) untersucht. Wir finden hier ein Integument, das dick ist und sich nach der Befruchtung beträchtlich vergrößert. Die Samenanlage ist krassinuzellat. Die Polkerne vereinen sich kurz vor der Befruchtung. Es findet Antipodenvermehrung statt. Stackhousia verhält sich nach Hofmeister (8) in bezug auf die Embryobildung ganz übereinstimmend mit Evonymus, einer Celastracee. Es wird nur eine Archesporzelle angelegt, das Endosperm ist nukleär, und der Same führt Nährgewebe. Über die männliche Haploidgeneration ist nichts bekannt.

Aus der Familie der Staphyleaceen berichtet uns Riddle (14), der speziell Staphylea trifoliata beobachtet hat. Nach ihm besitzen die Staphyleaceen eine krassinuzellate Samenanlage mit zwei Integumenten. In der Regel wird eine Archesporzelle gebildet, die eine Deckzelle abgibt, die sich noch drei- bis viermal teilt, so daß die Embryosackmutterzelle tief im Innern der Samenanlage liegt. Der achtkernige Embryosack wird in üblicher Weise gebildet. Das

Endosperm ist und bleibt auch späterhin nukleär, der Entwicklung der Eizelle bedeutend vorauseilend, wie bei den Hippocastanaceen. Somit macht der Autor auch keine Beobachtungen von vielkernigen Zellen, wie Strasburger angibt. Die Pollenkörner ähneln denen von Acer, sie sind zweikernig. Der Same besitzt Nährgewebe. Billings beschreibt auch einmal einen Fall, wo er drei Archesporzellen gesehen hat. Wir finden also eine ganze Reihe Übereinstimmungen mit den Hippocastanaceen.

Die Familie der Aceraceen, die allgemein als mit den Hippocastanaceen nahe verwandt bezeichnet wird, zeigt in den Hauptmerkmalen keinerlei Abweichungen vom Sapindalestypus. Die Integumente der krassinuzellaten Samenanlage sind in der Zweizahl vorhanden. Der Nuzellus enthält eine Archesporzelle, die eine Deckzelle abgibt. Die Entwicklung zum achtkernigen Embryosack ist normal bis auf die Besonderheit, daß nur drei Makrosporen gebildet werden sollen, wovon wiederum die innerste zur Weiterentwicklung befähigt ist, wie Mottier (13) sagt. Die drei Antipoden sind kurzlebig. Das Endosperm ist nukleär und der Same ohne Nährgewebe. Die Pollen entstehen durch simultane Zellwandbildung und sind im Reifestadium zweikernig.

Die Familie der Hippocastanaceen ist im Vorhergehenden ausführlich beschrieben worden.

Von der Familie der Sapindaceen liegen nur fragmentarische Angaben vor. Die Samenanlage ist nach Schnarf (17) bitegmisch und krassinuzellat. Das Endosperm ist nukleär. Zum Teil wird die Mikropylarregion kurz nach der Befruchtung resorbiert, so daß der Embryosack mit dem inneren Integument in Berührung kommt. Das Endosperm wird vom Keimling fast ganz aufgezehrt, somit ist der reife Same fast nährgewebelos.

Auch die Familie der Sabiaceen ist zytologisch noch Neuland. Bis jetzt weiß man nur, daß die Samen ohne Nährgewebe sind.

Desgleichen ist die Familie der Melianthaceen noch unerforscht. Von Samuelsson (15) wissen wir über sie nur, daß sie ein nukleäres Endosperm hat. Ihre Samenanlage ist krassinuzellat und besitzt zwei Integumente. Die Familie hat im reifen Samen Nährgewebe.

Die Familie der Balsaminaceen ist dagegen schon von einer ganzen Reihe von Zytologen in ihre Untersuchungen mit einbezogen worden. Die Samenanlage ist tenuinuzellat aber bitegmisch. Eine einzige Archesporzelle wird gebildet, eine Deckzelle fehlt. Die Ausbildung geht nach dem Scillatypus vor sich, es werden nur zwei Makrosporen gebildet, wovon die innere sich weiterent-

wickelt. Das Endosperm wird zuerst zellulär angelegt, um dann nukleär zu werden. Wir haben in den Balsaminaceen einen Vertreter des tenuinuzellaten Typus vor uns, wobei das nukleäre Endosperm erst eine späte Progression darstellt. Ihr Pollen ist zweikernig. Ohne Zweifel gehören die Balsaminaceen mit ihrer tenuinuzellaten Samenanlage, wie auch Schürhoff schon hervorhebt, nicht in die Reihe der Sapindales.

Es fehlen nun noch einige, weniger wesentliche, kleine Familien, die zytologisch noch völlig unbekannt sind, wie z. B. die Cyrillaceen, Pentaphylaceen, Corynocarpaceen, Hippocrateaceen, Salvadoraceen, Icacinaceen. Doch die Zahl der zu ihnen gehörenden Pflanzen ist so wenig umfangreich, daß eine spätere zytologische Untersuchung keineswegs eine Änderung des Charakters dieser Reihe bedingen kann.

Bei einer vergleichenden Rückschau der einzelnen Familien läßt sich eindeutig ein Hauptast der Sapindales aufstellen, der auf die vorher als typisch für diese Reihe anerkannten Merkmale begründet ist. Hier hinein gehören folgende Familien:

Anacardiaceen
Staphyleaceen
Aceraceen
Hippocastanaceen
Sapindaceen
Sabiaceen
Melianthaceen.

Sie alle zeigen größte Übereinstimmung in ihrer Haplontenentwicklung, und zwar in folgenden Hauptmerkmalen: die Zweikernigkeit des Pollens finden wir bei den Anacardiaceen, den Staphyleaceen, den Aceraceen und den Hippocastanaceen, Angaben fehlen bei den Sapindaceen, Sabiaceen und Melianthaceen. Die Tetradenteilung geht stets nach dem Furchungstypus vor sich. Sämtliche Samenanlagen besitzen zwei Integumente und sind krassinuzellat. Wir finden bei ihnen die Ausbildung eines einzelligen und eines mehrzelligen Archespors, letzteres bei den Staphyleaceen und den Hippocastanaceen. Bei allen wird eine Deckzelle angelegt, bis auf die Sapindaceen, Sabiaceen und Melianthaceen, über die noch keine diesbezüglichen Angaben gemacht worden sind. Doch werden sie sich wohl kaum anders verhalten. Die Entwicklung des achtkernigen Embryosackes erfolgt überall nach dem Normaltypus der Dikotyledonen. Bei Acer rubrum sollen nur drei Makrosporen entwickelt werden, doch möchte ich annehmen, daß dies auf einem Beobachtungsfehler beruht. Bei allen Familien gelangt die chalazale Makrospore zur Weiterentwicklung. Bei den letzten Familien

fehlen leider durchgehende Angaben über die Embryosackentwicklung. Die hier aufgeführten Familien haben auch sämtlich ein nukleäres Endosperm, das auch durchweg nukleär bleibt, abgesehen von Sabiaceen, über deren Endosperm ich nirgends habe etwas finden können. Sie sind also hinsichtlich der Ernährung ihres Embryos alle denselben Entwicklungsweg gegangen. So finden wir denn auch bei fast allen einen nährgewebelosen Samen außer bei den Staphyleaceen und den Melianthaceen, die ein Nährgewebe besitzen.

Ein Blick auf die Stellung dieser Familien bei den anderen Systematikern außer Engler läßt erkennen, daß sie fast durchweg in eine Reihe zusammengefaßt werden. Ja, die Übereinstimmung ist so augenfällig, daß man beinahe versucht sein könnte, zwischen die verschiedenen Reihennamen der Autoren ein Gleichheitszeichen zu setzen, zumal diese sieben Familien jedesmal den Hauptanteil an den einzelnen Reihen bilden und ihnen so ihren Stempel aufdrücken. So finden wir diese Familien im System von Warming-Möbius unter die 16. Ordnung der Aesculales vereinigt, wobei allerdings die Anacardiaceen, die zu den Terebinthales gerechnet werden, ausgenommen sind. Dafür sind hier noch zwei Familien mit aufgenommen worden, die Engler in die Parallelreihe der Geraniales, einer Reihe gleicher morphologischer Höhe, stellt. Im Bonner Lehrbuch, dem System von Strasburger-Karsten, finden wir ebenfalls diese Familien unter die Reihe der Gruinales zusammengefaßt. Diese Reihe der Storchschnabeligen enthält außerdem noch eine Anzahl Familien, die im Englerschen System als Geraniales bezeichnet sind. Aber diese Reihe ist nach Schürhoff durch dreikernige Pollen gekennzeichnet. Es sind dies die Geraniaceen, Erytroxylaceen, Zygophyllaceen, Rutaceen, Simarubaceen und Burseraceen. Wir sehen ebenfalls wie bei Warming-Möbius, daß wir es mit Parallelgruppen zu tun haben, und ohne Zweifel sind die Familien der Geraniales und Sapindales aus einem gemeinsamen Stamm hervorgegangen, was z. B. aus der großen Ähnlichkeit im Habitus, Blattform, Infloreszenz und Blütenbau bei den Anacardiaceen einerseits und den Simarubaceen andererseits zu erkennen ist. Giesenhagen stellt neben den Gruinales und den Terebinthinae eine Reihe der Aesculinae auf, in der ebenfalls unsere Familien wiederkehren. Die Anacardiaceen allerdings stellt er in die Nachbarreihe der Terebinthinae, und von den kleinen Familien der Sabiaceen und Melianthaceen finde ich bei ihm keine Erwähnung. Auch Giesenhagen stellt einige Englersche Geranialesfamilien in die Reihe der Aesculinae. Unter die Terebinthales werden unsere Familien bei Wettstein zusammengefaßt. Dieser Autor rechnet

auch noch die Balsaminaceen dazu, ist sich aber darüber im klaren, daß diese ihnen angewiesene Stellung nicht ganz zwanglos ist. Wettstein schreibt dazu wörtlich: „— Anhangsweise sei hier noch die folgende Familie (Balsaminaceen) aufgeführt, die vielfach zu den Gruinales gestellt wurde, von denen sie aber durch die anatrope Samenanlage stark abweicht. —" Schließlich habe ich auch noch ein modernes englisches System herangezogen, nämlich das von Hutchinson. Hier deckt sich meine zytologische Aufstellung am vollständigsten mit der des Autors. Hutchinson stellt eine Reihe der Sapindales auf, in der die folgenden Familien stehen: die Sapindales mit den Hippocastanaceen und den Bretschneideraceen, die Akaniaceen, die Aceraceen, die Sabiaceen, die Melianthaceen, die Staphyleaceen und die Anacardiaceen. Alle übrigen Familien sind bei Hutchinson in anderen Reihen untergebracht.

Als nächsten, engeren Verwandtschaftskreis möchte ich die Celastraceen, Stackhousiaceen und Coriariaceen nennen, die dem vorigen Formenkreis sehr nahe stehen und sich gemeinsam nur durch das Vorhandensein eines Nährgewebes von ihm unterscheiden. Sonst haben sie ebenfalls eine krassinuzellate Samenanlage, bilden eine Archesporzelle unter Abgabe einer Schichtzelle, die Embryosackentwicklung geht nach dem Normaltypus vor sich und das Endosperm ist nukleär. Die Stackhousiaceen zeigen außerdem noch eine Abweichung dadurch, daß nur ein Integument ihren Nuzellus umkleidet. Pax stellt sie ebenfalls in die Nähe der Celastraceen, weist jedoch auf Unterschiede hin. Billings (1), der Stackhousia untersucht hat, erwähnt eine Antipodenvermehrung durch direkte Kernteilung, allerdings werden diese 8—10—15 Antipodenkerne mit der Endospermbildung resorbiert. Hofmeister (8), der sich näher mit der Haploidgeneration von Evonymus beschäftigt hat, betont, daß die Embryosackentwicklung dieser Pflanze ganz mit der von Stackhousia übereinstimmt. Von Coriaria fehlen zur Zeit noch vergleichende Angaben. Ein Blick auf die anderen Systeme zeigt uns, daß die Meinungen der Systematiker hier auseinandergehen; zwar stehen bei Wettstein alle drei Familien in der Reihe der Celastrales, desgleichen stellt sie Hutchinson in diese Reihe, schafft aber für die Coriariaceen eine eigene Reihe der Coriariales. Bei Warming-Möbius dagegen stehen Celastraceen und Stackhousiaceen unter den Rhamnales zusammen, wozu auch Giesenhagen die Celastraceen unter seiner entsprechenden Reihe rechnet.

Die Buxaceen, Empetraceen und Aquifoliaceen lassen sich zytologisch ebenfalls in nähere Beziehung bringen. Die beiden letzten Familien haben ein, die erste Familie hat zwei Integumente,

während die Empetraceen durch das Fehlen der Schichtzelle den beiden anderen gegenüber progressiv ist. Allen gemeinsam aber ist ein sehr wichtiges Kriterium, nämlich die Bildung eines zellulären Endosperms, das wir bei den Sapindales sonst nirgends antreffen. Ihre Samenanlage ist bis auf die Empetraceen krassinuzellat, auch haben sie abweichend vom Sapindalestyp Nährgewebe. Daß die Buxaceen den Empetraceen sehr nahe stehen, unterstreicht auch Pax, nur will er sie unter die Sapindales eingereiht wissen auf Grund der Samenanlage, was aber wohl eine Überbewertung dieses Merkmals ist. Lange Zeit hindurch rechnete man diese Familien zu den Euphorbiaceen. So stehen sie auch noch heute im System Warming-Möbius unter den Tricoccae, wohin auch Giesenhagen die Buxaceen stellt. Diese Ansicht beider Autoren aber wird durch die Zweikernigkeit des Pollens dieser Familie sehr unwahrscheinlich gemacht. Doch fehlt es auch nicht an Stimmen, die namentlich die Empetraceen auf Grund zytologischer Untersuchungen als mit den Bicornes verwandt betrachten, ein Vorschlag, der besonders von Samuelsson (15) ausgeht, den aber auch schon andere Autoren machen, und den besonders Schürhoff (18) warm befürwortet. Die Übereinstimmung in der Bildung der Tetradenpollen, die bei Empetrum einerseits und den Ericales andererseits vorkommen, den Sapindales hingegen völlig fehlen, ist überraschend, ebenso die Gleichheit hinsichtlich der Entwicklungsgeschichte des Embryosackes. Das Endosperm wird bei Empetrum durch sukzessive Zellwandbildung aufgebaut, ein Vorkommen, das wir noch bei den Buxaceen in dieser Reihe finden. Wettstein stellt neuerdings die Empetraceen schon in die Reihe der Bicornes. Die Empetraceen stehen gemeinsam bei Giesenhagen und bei Hutchinson, einmal unter den Frangulinae, das andere Mal unter den Celastrales. Wenn im großen und ganzen die Stellung dieser drei Familien noch sehr unsicher ist, so beweist doch diese Unsicherheit zum mindesten gerade das eine, daß ihre Unterbringung in der Reihe der Sapindales nicht endgültig ist.

Wiederum ein anderes abweichendes Verhalten vom Sapindalestypus zeigen die Familien der Balsaminaceen und Limnanthaceen. Beide besitzen eine tenuinuzellate Samenanlage, eine Deckzelle wird nicht abgegeben, zwei zytologisch wichtige Unterschiede. Die Endospermbildung ist bei beiden nukleär, jedoch bei den Balsaminaceen noch nicht vollständig durchgeführt, also eine jüngst erworbene Progression. Ein Nährgewebe fehlt ihnen. Die Balsaminaceen zeigen, abgesehen von den zwei Integumenten, einen ausgeprägten tenuinuzellaten Typ, gekennzeichnet durch das Fehlen der Deckzelle, durch die Ausbildung des inneren Integuments zum

Embryosacktapetum, Resorption des ganzen Nuzellus und Endosperm mit mikropylarem und chalazalem Haustorium; sie nähern sich also dem Typ der Sympetalen. Bei den Limnanthaceen haben wir den sympetalen Charakter noch ausgeprägter, da sie nur ein Integument besitzen. Stenar (23) kommt bei seinen Untersuchungen zu dem Ergebnis, daß die Limnanthaceen den Sapotaceen zuzuteilen seien. Hutchinson stellt beide Familien vereint unter die Geraniales, doch widerspricht dies der Dreikernigkeit des Pollens, die dieser Reihe eigen ist. Auch bei Wettstein finden wir die Limnanthaceen unter die Gruinales eingereiht, während die Balsaminaceen bei ihm als angehangene Familie etwas unsicher hinter den Terebinthales steht. Schließlich begegnen wir beiden Familien wiederum gemeinsam bei Giesenhagen in der Reihe der Gruinales.

Über die Salvadoraceen liegen zytologische Untersuchungen noch nicht vor und so kann man ihnen auch keine einigermaßen sichere Stellung zuweisen. Das Fehlen des Nährgewebes und die Zweizahl der Integumente ließen eine Einreihung unter die Sapindales schon zu, doch bedarf es noch wichtigerer Argumente, um zytologisch eine Entscheidung treffen zu können, zumal die Systematiker über ihre Stellung noch sehr verschiedener Ansicht sind. Wettstein reiht sie unter die Celastrales ein, sie stehen dort mit den Aquifoliaceen, Celastraceen, Coriariaceen, Stackhousiaceen und Staphyleaceen zusammen, doch ist diese Reihe vom zytologischen Standpunkt aus sehr uneinheitlich; wir haben hier zwar durchweg den krassinuzellaten Typ, doch begegnen wir Familien mit zellulärem Endosperm, wie den Aquifoliaceen, und solchen mit nukleärem Endosperm, wie bei den übrigen Familien. Ferner haben wir zum Teil Nährgewebe, so bei den Aquifoliaceen, Celastraceen, Stackhousiaceen und Coriariaceen, während es den Salvadoraceen gerade fehlt. Hutchinson stellt sie ebenfalls in die Reihe der Celastrales zusammen mit den Aquifoliaceen, Celastraceen und Stackhousiaceen. Außerdem ordnet er hier noch die Empetraceen ein, was vom Standpunkt der Haplontenforschung aus unbedingt abzulehnen ist. Warming-Möbius weist der Familie eine ganz andere Stellung zu, er reiht sie nämlich unter die Sympetalen ein, und zwar unter die Contortae. Bei Strasburger-Karsten und bei Giesenhagen fand ich keine Berücksichtigung der Salvadoraceen.

Schluß.

Die vorliegenden Untersuchungen haben gezeigt, daß die Gattung Aesculus hinsichtlich ihres Verhaltens in der Haploidgeneration im großen und ganzen ein einheitliches Bild bietet, und daß die für die Hippocastanaceen aufgestellten Merkmale auch für einen großen Teil der Englerschen Sapindalesreihe charakteristisch sind, so daß sich auf diese Stütze hin eine zytologische Sapindalesreihe aufstellen läßt. Dabei ergab sich allerdings, daß ein Teil der Englerschen Familien aus dieser Reihe ausgeschlossen werden muß, ein Versuch, der sich, fußend auf Vergleichen mit anderen zum Teil modernen Systemen, als nicht ganz erfolglos zeigte.

Ich möchte demnach die Anacardiaceen, Staphyleaceen, Aceraceen, Hippocastanaceen, Sapindaceen, Sabiaceen und Melianthaceen als Vertreter der eigentlichen Sapindalesreihe hinstellen, denen in nächster Verwandtschaft die Celastraceen, Stackhousiaceen und Coriariaceen anzuschließen wären, während die Buxaceen, Aquifoliaceen und Empetraceen einerseits und die Balsaminaceen und Limnanthaceen andererseits in anderen Reihen untergebracht werden müßten, wozu die Zytologie auch schon ihrerseits Anhaltspunkte gibt. Die Salvadoraceen hingegen müssen vorläufig bei einer Einreihung noch unberücksichtigt bleiben.

Anmerkung: Die Originalabbildungne sind, soweit es sich um Einzelzellen handelt, 1600- und 1200fache Vergrößerungen, die Figuren von Zellgeweben sind 750fach vergrößert. Alle Abbildungen sind im vorliegenden Druck auf die Hälfte verkleinert.

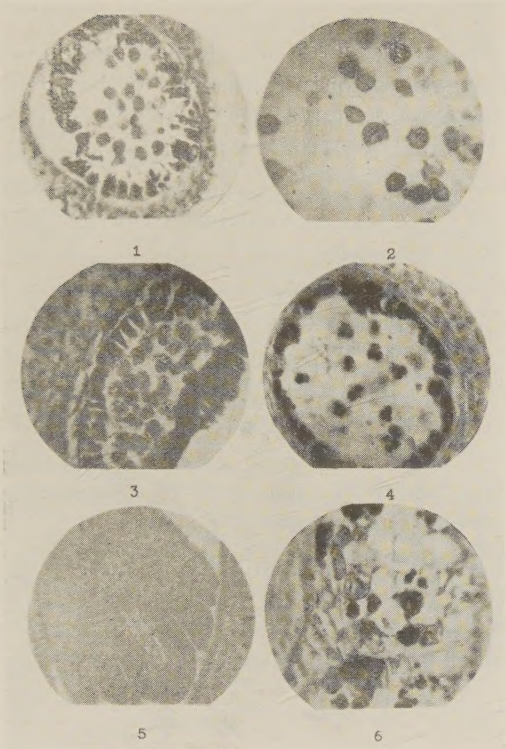
Vorliegende Arbeit wurde im Botanischen Museum Berlin auf Anregung und unter Leitung von Herrn Prof. Dr. S c h ü r h o f f ausgeführt. Für seine stete Förderung und Hilfsbereitschaft möchte ich ihm an dieser Stelle meinen herzlichen Dank aussprechen.

Desgleichen danke ich Herrn Prof. Dr. D i e l s für die freundliche Überlassung eines Arbeitsplatzes und die Erlaubnis zur Entnahme von Pflanzenmaterial aus dem Botanischen Garten.

Literaturverzeichnis.

1. Billings, F. H., 1901: Beiträge zur Kenntnis der Samenentwicklung einiger Stackhousiaceen. Flora Bd. 86.
2. Engler-Gilg, 1912: Syllabus der Pflanzenfamilien.
3. Engler, A., 1926: Die natürlichen Pflanzenfamilien, 2. Aufl. Mit Anhang: Prinzipien der systematischen Anordnung.
4. Giesenhagen, K., 1928: Lehrbuch der Botanik.
5. Grimm, J., 1912: Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Rhus und Coriara. Inauguraldissertation.
6. Guérin, P., 1901: Developpement de la graine et en particulier du tégument séminal de quelques Sapindées. Journal de Bot. Bd. 15.
7. Hoar, C. Sh., 1927: Chromosome Studies in Aesculus. The botanical Gazette, Okt. 1927 Bd. 84.
8. Hofmeister, W., 1858: Neuere Beobachtungen über Embryobildung der Phanerogamen. Pringsheims Jahrbücher wiss. Bot. Bd. 1.
9. Hutchinson, J., 1926: The Families of Flowerings Plants. I. Dicotyledons.
10. Jönsson, B., 1881: Om embryosäckens utveckling hos Angiospermerna.
11. Juel, H. C., 1915: Untersuchung über die Auflösung der Tapetenzellen in den Pollensäcken der Angiospermen. Jahrbuch für wiss. Bot. Bd. 56.
12. Kayser, G., 1893: Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte der Samen mit besonderer Berücksichtigung des histogenetischen Aufbaues der Samenschalen. Pringsheims Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 25.
13. Mottier, D. M., 1914: Mitosis in the pollen mother cells of Acer Plantanoides and Staphylea trifoliata. Ann. of Botany Bd. 28.
14. Riddle, L. C.: Developpement of the embryo sac and embryo of Staphylea trifoliata. The Ohio Naturalist Bd. 5 Nr. 6.
15. Samuelsson, G., 1913: Studien über die Entwicklungsgeschichte einiger Bicornestypen. Svensk Botanisk Tidskrift Bd. 7 Heft 2.
16. Schnarf, K., 1929: Embryologie der Angiospermen. Handbuch der Pflanzenanatomie Bd. 10, Linsbauer.
17. — 1931: Vergleichende Embryologie der Angiospermen.
18. Schürhoff, P. N., 1926: Die Zytologie der Blütenpflanzen.
19. — 1921: Die Entwicklungsgeschichte von Ilex aquifolium. Sonderabdruck d. deutsch. Bot. Gesellschaft Bd. 39 Heft 10.
20. — 1924: Zytologische Untersuchungen in der Reihe der Geraniales. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 63.
21. — 1926: Zur Pleiophyllie der Sympetalen auf Grund ihrer Haplontenentwicklung. Repert. specierum novarum regni vegetabilis. Beihefte: Bd. 16 zu „Beiträge zur Systematik der Pflanzengeographie".

22. Skovsted, A., 1929: Cytological investigations of the genus Aesculus with some observations on A. carnea Willd., a tetraploid species arisen by hybridization. Hereditas, Genetisk Arkiv Bd. 12.
23. Stenar, A. H., 1925: Embryologische Studien. Akad. Abhandlungen, Upsala.
24. Strasburger, E., 1878: Über Polyembryonie. Zeitschrift f. Naturw., Jena, Bd. 12.
25. Strasburger-Karsten: Lehrbuch der Botanik.
26. Tischler, G., 1908: Zellstudien an sterilen Bastardpflanzen. Archiv f. Zellforschung Bd. 1.
27. Warming-Möbius: Systematische Botanik.
28. Wettstein, R.: Handbuch der Botanik.



1. Telophase der heterotypischen Teilung in der Pollenmutterzelle von A. Pavia. — 2. Zweikerniger Pollen von A. octandra. — 3. Übersichtsbild einer Anthere von A. discolor im Diakinesestadium. — 4. Bildung der Pollentetrade von A. parviflora nach dem Furchungstypus. — 5. Embryosackmutterzelle von A. glabra. — 6. Periplasmodium in der Anthere von A. hippocastanum.

Lebenslauf.

Am 18. Mai 1907 wurde ich, Klaus Dobronz, als Sohn des Bankbeamten Otto Dobronz in Berlin-Steglitz, geboren. Ich bin evangelischer Konfession und arischer Abstammung. Im Jahre 1913 kam ich auf die Vorschule des dortigen Gymnasiums, wurde dann nach Frankfurt an der Oder umgeschult und besuchte dann nach dem Tode meines Vaters das Gymnasium zu Züllichau, wo ich zu Ostern 1926 mein Abitur bestand. Im Juli dieses Jahres ergriff ich den Apothekerberuf und absolvierte meine beiden Praktikantenjahre in Golßen in der Niederlausitz. Nach in Frankfurt an der Oder im Jahre 1928 bestandenem Vorexamen war ich in der dortigen Einhorn-Apotheke als Assistent tätig. Im Jahre 1929 bezog ich die Universität zu Berlin, wo ich im Oktober 1931 mein Staatsexamen bestand. Seitdem arbeite ich an einer Doktorarbeit bei Herrn Prof. Dr. Schürhoff und gedenke meine Studien mit der Promotion zum Dr. phil. abzuschließen.

Meine akademischen Lehrer waren die Herren Professoren: Anselmino, Dessoir, Diels, Gilg, Mannich, Noack, Pilger, Pringsheim, Sabalitschka und Schürhoff. Ihnen allen an dieser Stelle meinen verbindlichsten Dank zu sagen, möchte ich nicht verfehlen.